

Série A, N° 873
N° d'ordre 1676

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

J.-L. DANTAN

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LES ANTIPATHAIRES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenu le 30 Avril 1924, devant la Commission d'examen.

MM. MOLLIARD..... *Président.*

PRUVAT..... } *Examinateurs.*
GENTIL..... }



PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS, VI^e

—
1924

Série A, N° 873
N° d'ordre 1676

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

J.-L. DANTAN

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LES ANTIPATHAIRES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 30 Avril 1921, devant la Commission d'examen.

MM. MOLLIARD..... *Président.*

PRUVAT..... } *Examineurs.*
GENTIL..... }



PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS, VI^e

—
1921

UNIVERSITÉ DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

MM.

Doyen. MOLLIARD, *Professeur.* Physiologie végétale.

Doyen honoraire. . . . P. APPELL.

Professeurs honoraires. { P. PUISEUX.

{ VÉLAIN.

{ BOUSSINESQ.

{ BOUTY.

LIPPMANN. Physique.

E. PICARD. Analyse supérieure et algèbre supérieure.

Gaston BONNIER. . . Botanique.

KOENIGS. Mécanique physique et expérimentale.

GOURSAT. Calcul différentiel et calcul intégral.

HALLER. Chimie organique.

JOANNIS. Chimie (Enseignement P. C. N.)

JANET. Electrotechnique générale.

WALLERANT. Minéralogie.

ANDOYER. Astronomie.

PAINLEVÉ. Mécanique analytique et Mécanique céleste.

HAUG. Géologie.

H. LE CHATELIER. . . Chimie générale.

Gabriel BERTRAND. . Chimie biologique.

M^{me} P. CURIE. . . . Physique générale.

CAULLERY. Zoologie (Evolution des êtres organisés).

C. CHABRIÉ. Chimie appliquée.

Professeurs G. URBAIN. Chimie minérale.

Emile BOREL. Calcul des probabilités et Physique math.

MARCHIS. Aviation.

Jean PERRIN. Chimie physique.

G. PRUVOT. Zoologie, anatomie, physiologie comparée.

MATRUCHOT. Botanique.

ABRAHAM. Physique.

CARTAN. Mécanique rationnelle.

Cl. GUICHARD. . . . Géométrie supérieure.

LEBESGUE. Application de l'analyse à la géométrie.

LAPICQUE. Physiologie.

GENTIL. Géographie physique.

VESSIOT. Calcul différentiel et calcul intégral.

COTTON. Physique théorique et Physique céleste.

DRACH. Mathématiques générales.

C. FABRY. Physique.

Charles PÉREZ. . . . Zoologie, anatomie, physiologie comparée.

N.... Histologie.

LEDUC. Physique.

HÉROUARD. Zoologie.

Léon BERTRAND. . . Géologie.

Rémy PERRIER. . . . Zoologie (Enseignement P. C. N.).

Professeurs adjoints LESPIEAU. Chimie.

SAGNAC. Physique (Enseignement P. C. N.).

RABAUD. Biologie générale.

PORTIER. Physiologie.

BLAISE. Chimie organique.

PÉCHARD. Chimie (Enseignement P. C. N.).

Secrétaire. Daniel TOMBECK.

A MES MAÎTRES

MONSIEUR EDMOND PERRIER

MEMBRE DE L'INSTITUT

DIRECTEUR HONORAIRE DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

MONSIEUR F. HENNEGUY

MEMBRE DE L'INSTITUT

PROFESSEUR AU COLLÈGE DE FRANCE

MONSIEUR CHARLES GRAVIER

PROFESSEUR AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

PREMIÈRE THÈSE

RECHERCHES SUR LES ANTIPATHAIRES



Digitized by the Internet Archive
in 2026

RECHERCHES SUR LES ANTIPATHAIRES

Par J.-L. DANTAN

PLANCHES XII-XXI

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS	137
CHAPITRE I. — Les Antipathaires du golfe de Naples	138
— II. — Anatomie microscopique	144
— III. — La structure de la mésoglée et la question du feuillet moyen,	160
— IV. — Origine des produits sexuels. — Ponte. — Durée de la vie.	169
— V. — Formation du polypier	180
— VI. — Cellules urticantes	189
— VII. — Nutrition et digestion	205
— VIII. — Bourgeonnement	208
— IX. — Appareil cloisonnaire	224
— X. — Aperçu général	228
— XI. — Conclusions générales	236
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.	237

AVANT-PROPOS

Cette étude a été commencée sur une colonie de *Parantipathes larix*, fixée par M. Ch. Gravier, pendant son séjour à Naples, et je ne saurais trop le remercier de m'en avoir confié l'étude ainsi que des excellents conseils qu'il m'a toujours prodigués. Cet exemplaire étant insuffisant, j'ai décidé d'aller en recueillir d'autres et de faire en même temps quelques observations sur les animaux vivants. C'est donc à ceux qui

m'ont donné les moyens de recueillir le matériel nécessaire, M. Coville, Directeur de l'Enseignement supérieur, et M. le Professeur Gley, que je dois exprimer tout d'abord mes respectueux remerciements.

Je prie M. Edmond Perrier de bien vouloir agréer l'expression de ma respectueuse gratitude pour la sollicitude et la bienveillance qu'il m'a toujours témoignées et M. F. Henneguy de croire à ma profonde reconnaissance pour ses précieux conseils et la cordiale hospitalité qu'il a bien voulu me donner dans son laboratoire.

J'ai reçu à la station zoologique de Naples le plus aimable accueil et j'adresse mes plus sincères remerciements à M. le Professeur Monticelli, à MM. Pierantoni et Caroli; je prie également M. C. Santarelli de croire à ma vive reconnaissance.

Le lecteur qui ne désire acquérir que des connaissances générales pourra se contenter de lire le chapitre X dans lequel j'ai essayé de résumer tout ce que nous savons sur les Antipathaires. C'est également par là que devront commencer ceux qui n'ont jamais eu l'occasion d'étudier ces jolis Anthozoaires.

CHAPITRE I

LES ANTIPATHAIRES DU GOLFE DE NAPLES¹

Cinq espèces d'Antipathaires vivent dans la baie de Naples : le *Parantipathes latrix* Esper, le *Leiopathes glaberrima* Esper, l'*Antipathella subpinnata* Ellis et Solander, l'*Antipathes fragilis* Gravier = *Antipathes gracilis* von Koch, l'*Euantipathes dichotoma* van Pesch = *Antipathes dichotoma* Pallas = *Antipathes aenea* von Koch.

On les rencontre surtout par des fonds de 80 à 100 mètres d'où les rapportent, assez rarement, les pêcheurs aux palangres; mais ceci ne prouve point qu'ils ne soient pas abondants. Il

1. J'ai cru inutile de faire un historique, cette partie ayant été exposée, de façon complète, dans le travail de van Pesch.

faut en effet pour que la colonie soit arrachée à son support que le poisson, en se débattant, entoure l'avançon autour de la tige de l'Antipathaire. Un pareil procédé de récolte ne nous donne aucun renseignement sur leur quantité relative; seul l'appareil de Petersen (1911) permettrait de l'apprécier exactement.

L'espèce la plus commune paraît être le *Parantipathes larix*, c'est du moins celle que les pêcheurs rapportent le plus fréquemment. Le *Leiopathes glaberrima* semble le moins abondant : cependant deux belles colonies ont été recueillies pendant le printemps de 1919, et l'une d'elles, qui m'a permis de faire quelques observations sur le vivant, était au laboratoire depuis quinze jours lors de mon arrivée. Les polypes, quoique en bon état, ne s'épanouissaient qu'incomplètement et ont vécu encore une dizaine de jours. Ceci montre, contrairement à ce que l'on a affirmé, que ces animaux vivent assez bien en aquarium. Je pense que les Antipathaires ne sont pas, à ce point de vue, plus délicats que beaucoup d'autres Anthozoaires, mais qu'il faudrait, pour les conserver longtemps, les nourrir abondamment avec du plancton ou peut-être employer des procédés analogues à ceux dont se sont servis Miss E. Pratt (1905) pour les Alcyonaires, T. W. Vaughan¹ et A. Krempf² pour les Hexacoralliaires.

Mes recherches n'ont porté que sur trois espèces : *Parantipathes larix*, *Leiopathes glaberrima*, *Antipathella subpinnata*, dont les deux premières seules ont pu être examinées à l'état vivant. Mes observations sur la troisième ont été faites au moyen d'une colonie, fixée par le liquide de Bouin-Hollande (fixateur qui m'a donné les meilleurs résultats), que je dois à l'obligeance de M. C. Santarelli.

L'étude des colonies de *Leiopathes glaberrima* m'a permis d'ajouter quelques observations nouvelles à celles de Gravier (1918) sur la synonymie de cette espèce.

Esper a, le premier, décrit, sous le nom d'*Antipathes glaber-*

1. Cité d'après Gravier (1913).

2. A. Krempf a nourri avec succès des Madréporaires en se servant de nuémam, sorte d'extrait de poisson dont sont extrêmement friands les Annamites.

rima, un Antipathaire dont le polypier, dans ses gros troncs, est lisse comme celui des Gorgones. Quelques années plus tard, Gray a créé pour les Antipathaires glabres le genre *Leiopathes*. De Lacaze-Duthiers, dans son travail sur les « Antipathes vrais », se demande s'il faut faire entrer les espèces comprises par Gray sous le nom de *Leiopathes* dans le genre *Antipathes*. « Je recule, dit-il, devant cette dernière alternative, car l'absence de pinnules sur les grosses branches me paraît être un bon caractère générique légitimant la séparation de l'ancienne espèce *Antipathes glaberrima* Esper, pour en faire un genre spécial » (p. 172).

Aux caractères donnés par Esper et Gray pour justifier une espèce et un genre nouveaux s'en est ajouté un autre très important, trouvé par Brook. Ce naturaliste a montré que les *Leiopathes* ont un plus grand nombre (douze) de mésentères que tous les autres Antipathaires¹ et que, par là, ils se rapprochent davantage des Hexactiniaires.

Toutefois, si l'on en croit von Koch (1889), ce caractère d'avoir douze mésentères ne serait pas constant, et ne se rencontrerait que sur la moitié des polypes, si bien que, pour lui, il n'y aurait pas lieu de créer un genre spécial et il a décrit cette espèce sous le nom d'*Antipathes glaberrima* Esper.

Pour van Pesch, l'*Antipathes glaberrima* étudié par von Koch, le *Leiopathes Grimaldii* Roule, le *Leiopathes expansa* Johnson et le *Leiopathes glaberrima* Esper doivent être réunis sous le nom d'*Antipathes glaberrima*.

Van Pesch va plus loin et pense que l'*Antipathes glaberrima* et l'*Euantipathes dichotoma* van Pesch = *Antipathes aenea* von Koch présentent entre eux des différences moins grandes que celles que l'on observe entre les différentes espèces d'Antipathaires : le seul caractère distinctif serait, d'après lui, la pauvreté des épines dans les parties vieilles de la colonie, puisque, selon von Koch, le nombre de mésentères serait variable. Le

4. L'expédition du *Siboga* a recueilli un autre Antipathaire présentant douze cloisons, l'*Eucirripathes contorta* van Pesch; mais, dans cette espèce, la sixième paire est incomplète, n'arrive pas jusqu'à la partie supérieure de l'actinopharynx et est située entre les mésentères sagittaux primaires et les secondaires.

savant hollandais est d'avis que ces deux formes pourraient être réunies; cependant, il lui paraît préférable de les considérer, au moins provisoirement, comme deux espèces distinctes.

Cette opinion ne peut être soutenue, car l'observation de von Koch est inexacte. Les nombreux polypes que j'ai pu examiner, soit sur le vivant, soit montés *in toto* dans le baume de Canada, soit encore au moyen de coupes sériees, possédaient

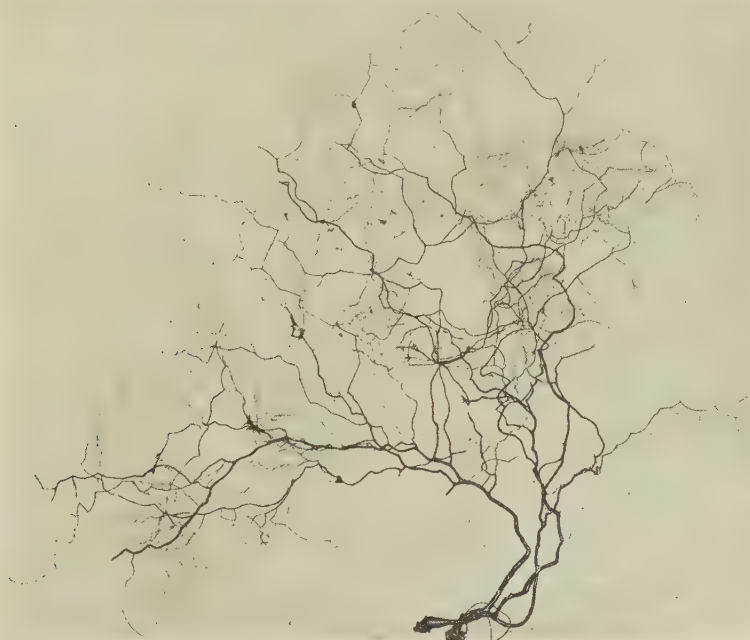


Fig. I. — *Leiopathes glaberrima* : polypier.

tous douze mésentères. C'est donc là un caractère constant, de premier ordre, qui, s'ajoutant à l'absence d'épines, légitime parfaitement le genre *Leiopathes*. Je rappelle que dans l'espèce qui nous occupe, les dernières ramifications de couleur rougeâtre possèdent seules des épines, toutes les tiges plus grosses sont de couleur noire, lisses et brillantes, tandis que l'*Euantiopathes dichotoma* a, au contraire, tout son squelette recouvert d'épines. Enfin, la disposition générale du polypier ¹ (fig. I), la

1. J'adresse mes remerciements à M. le Professeur Pierantoni, qui a bien

taille et la forme des polypes font qu'il est impossible, même à un examen superficiel, de réunir les deux espèces comme le voudrait van Pesch.

Le *Parantipathes larix* a une très large distribution. Brook avait cru pouvoir déduire des récoltes du Challenger que les Antipathaires (l'*Antipathes arctica* excepté) ne se rencontraient pas au delà du 47° de latitude nord.

Hickson a ensuite reconnu la présence de trois espèces (non encore étudiées) sur les côtes ouest d'Irlande, par 53° et 54° nord.

En 1908, J. Arthur Thomson a décrit une espèce recueillie au nord-est des îles Féroë qui se trouvent entre 61° et 62° nord. Le polypier avait presque 1 mètre de hauteur et présentait huit fortes branches s'élevant suivant des angles variés de la tige principale. Le savant anglais a hésité à considérer cette espèce comme se rapportant au *Parantipathes larix* à cause des ramifications. C'est cependant là un fait que l'on observe très fréquemment, bien que les colonies ne soient pas, je crois, normalement ramifiées.

Aux points où se produisent les rameaux, qui sont souvent multiples (deux ou trois), il y a toujours une galle (Pl. XII, fig. 2 et Pl. XIII), c'est-à-dire un amas de polypes disposés sans ordre, presque tous déformés (fig. II) et les pinnules, au lieu d'être disposées régulièrement et suivant six rangées verticales, ont une direction quelconque.

Quelquefois cependant, lorsqu'il n'y a qu'une branche, la galle est à peine indiquée, mais un examen attentif montre qu'au point de naissance de la branche les pinnules n'ont pas une disposition régulière et que leur direction, au lieu d'être perpendiculaire, est plus ou moins oblique, parfois même, parallèle à la branche. Ceci indique qu'il y a eu une action extérieure (traumatisme ou parasite) qui a momentanément troublé le développement de la colonie, provoqué une galle et parfois une ramification. Il y a lieu aussi de remarquer qu'au

voulu me faire la photographie de cette colonie, pêchée en mars 1919, dont la hauteur était d'environ 0 m. 84.

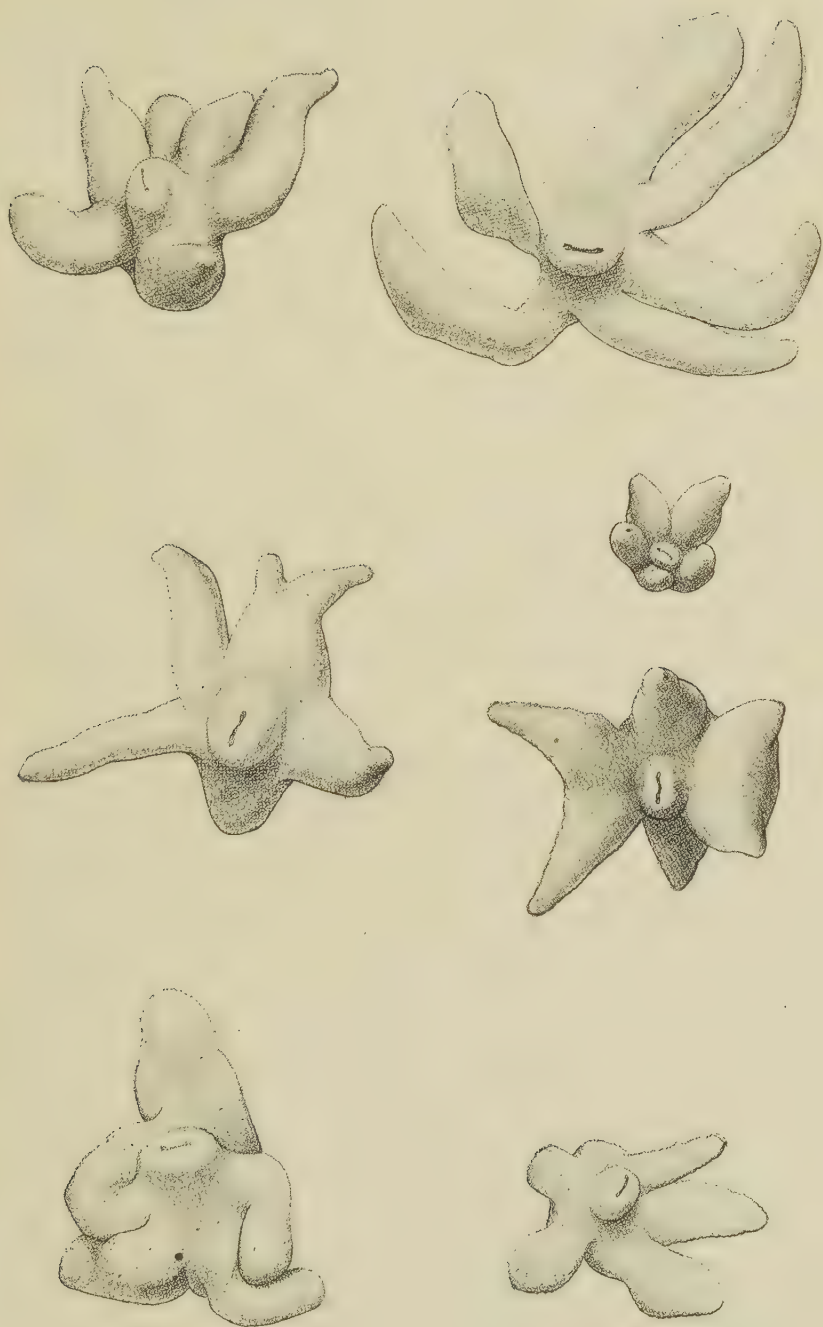


Fig. 11. — *Parantipathes larix* : polypes déformés d'une galle. G. : 19/1.

point d'insertion d'une branche sur la tige se trouve toujours une déformation plus ou moins marquée.

Dans la baie de Naples, la cause la plus fréquente de production de galles sur les colonies du *Parantipathes larix* est le traumatisme dû à la ponte d'une Roussette (*Scyllium*). Ce Poisson, en effectuant sa ponte, brise les pinnules et l'Antipathaire réagit immédiatement, bourgeonne activement, enveloppe les filaments d'attache de l'œuf et forme en même temps une branche.

Parfois, un autre animal s'installe sur les débris de l'œuf; c'est ainsi que sur deux colonies, j'ai pu constater, qu'après la disparition de l'œuf de Roussette, un Bryzoaire, l'*Alcyonidium albidum*, s'était développé sur un filament d'attache emprisonné, en partie, par l'Antipathaire.

L'intéressante note de J.-A. Thomson montre que nous connaissons très mal la distribution des Antipathaires. Ces Anthozoaires sont beaucoup plus largement répandus qu'on ne l'a cru et, l'été dernier, une colonie d'*Antipathella subpinnata* a été pêchée au large de l'Aberwrach, un peu au nord de Brest, par trente brasses environ et rapportée au laboratoire de Roscoff où elle a été déterminée par M. Hérouard, de qui je tiens ce renseignement important, puisque c'est la première fois qu'un Antipathaire est signalé dans la Manche.

CHAPITRE II

ANATOMIE MICROSCOPIQUE

L'anatomie microscopique des Antipathaires a été étudiée surtout par Brook et van Pesch. Je me propose dans ce chapitre de la compléter et d'y ajouter quelques détails histologiques.

STRUCTURE DE LA PAROI DU CORPS ET DES TENTACULES.

Ectoderme. — Ce feuillet est remarquable par l'abondance de ses glandes à mucus et ceci surtout chez le *Leiopathes gla-*

berima dont les cellules épithélio-musculaires sont extrêmement effilées; il est également remarquable par le grand nombre des batteries et des cellules urticantes qu'elles renferment.

L'ectoderme présente à peu près partout la même structure, mais il a son maximum d'épaisseur et de complication dans les tentacules; le reste du corps et le sarcosome montrent une structure quelque peu simplifiée. Il existe, le long de la mésoglée, tantôt une mince couche de protoplasme contenant quelques noyaux (Pl. XVI, fig. 4 et Pl. XV, fig. 1), tantôt des cellules isolées : cette assise profonde n'est pas continue et forme une sorte de réseau qui envoie à l'intérieur de la lamelle de soutien de nombreux prolongements. Je montrerai plus loin qu'il n'y a pas lieu de la considérer comme faisant partie du feuillet externe, mais c'est par son intermédiaire que s'établit, à travers la mésoglée, la communication avec l'endoderme.

Cette couche est traversée par la base des cellules épithélio-musculaires dont les fibrilles, fixées sur la mésoglée, sont ici longitudinales, comme l'ont observé, chez quelques espèces, **Brook**, **van Pesch** et **F. Pax**. C'est là un caractère que l'on trouve chez les Cérianthaires et aussi dans la paroi du corps de quelques Actinies primitives (Edwardsines), notamment dans les genres *Gonactinia* et *Protanthea*, mais la musculature est chez ces dernières peu développée. Seul, **Roule** (1905) n'a trouvé, ce qui est inconcevable, aucun élément musculaire chez les Antipathaires.

Les cellules épithélio-musculaires parcourent tout le feuillet dont elles forment la charpente; elles sont très allongées et un peu renflées dans leur région moyenne qui contient un noyau ovalaire (Pl. XV, fig. 1). Leur extrémité distale, parfois ramifiée, à structure nettement fibrillaire, forme la partie superficielle du feuillet qui ne présente point un épithélium à sa surface comme a cru le voir **Brook**. Ces cellules portent de très fins cils vibratiles, qui ont été bien observés par de **Lacaze-Duthiers** (1865) et, si **Brook** avait pris la peine de lire le travail du savant français, il n'eût pas écrit que « l'ectoderme de l'*Antipathella subpinnata* possède peut-être des cils vibratiles ».

J'ai pu constater, surtout dans le *Parantipathes larix*, qu'une

fibrille, rarement plusieurs, parcourt la cellule dans toute sa longueur, et que les fibrilles sont plus volumineuses, mieux différenciées autour des batteries, de sorte que nous avons là une structure identique à celle qui a été décrite pour les éléments de soutien ou cellules de revêtement des Hexactiniaires. De face, ces cellules forment un réseau et dans chacune de leurs têtes polygonales se trouve un corpuscule très coloré qui est l'extrémité un peu renflée de la fibrille qui parcourt toute la fibre. Il arrive quelquefois que, vers la base, la fibrille se divise en deux autres qui suivent la paroi (Pl. XV, fig. 15) et montrent de fines granulations disposées assez régulièrement, mais, le plus souvent, elle ne se ramifie pas et la cellule se termine par une ou plusieurs fibrilles longitudinales plus volumineuses, mieux différenciées, fixées sur la mésoglée, dont l'ensemble forme la couche musculaire.

Ces dernières présentent également de fines granulations (Pl. XV, fig. 7) qui font que leur structure est hétérogène; cependant ce ne sont point là, à proprement parler, des fibrilles striées, mais elles montrent une structure intermédiaire entre ces dernières et les fibres lisses.

La constitution de ces cellules indique que les polypes peuvent vraisemblablement réduire l'épaisseur du feuillet externe et, par là, faciliter l'expulsion des produits glandulaires et, en même temps, l'explosion des cnidoblastes.

Cette assise musculaire se retrouve dans les deux autres espèces, et cela aussi bien dans le cône oral et le sarcosome que dans les tentacules. Dans l'*Antipathella subpinnata*, à cause de la petite taille des individus, les fibrilles sont un peu plus difficiles à voir, surtout à cause de leur ténuité, dans la région supérieure du cône oral. Cependant, vers la base du polype, dans ses parties latérales, elles deviennent relativement volumineuses; celles des tentacules sont aussi bien développées que dans les deux autres espèces, mais de taille plus variable (Pl. XV, fig. 14). Il est donc assez surprenant qu'elles n'aient pas été vues par Brook, qui a eu à sa disposition des colonies bien fixées venant du laboratoire de Naples. « Le système musculaire de l'*Antipathella subpinnata*, dit cet auteur, paraît

être extrêmement rudimentaire ; j'ai rarement aperçu quelque apparence de fibres musculaires dans cette espèce. Dans quelques cas, j'ai noté, à la base de l'ectoderme de la paroi du corps, quelque chose qui semblait être de fines et rares fibres de direction plutôt oblique. Il est intéressant de remarquer, ajoute-t-il, que c'est précisément cette partie de l'ectoderme qui ne contient pas de fibres musculaires dans les Actinies, selon les frères Hertwig. » Mes observations montrent que, loin de s'éloigner de la structure générale des Hexactiniaires, l'ectoderme, dans cette espèce comme dans toutes les autres, se rapproche au contraire beaucoup de celle que l'on peut observer dans les formes primitives.

A la base des tentacules latéraux et entre eux, les fibrilles longitudinales deviennent horizontales et en même temps beaucoup plus volumineuses. Elles servent à rapprocher les tentacules l'un de l'autre. De même, au point de soudure des tentacules avec la paroi du corps se trouvent des fibrilles encore horizontales, mais perpendiculaires aux précédentes qui leur permettent de se rapprocher ou de s'éloigner de la bouche. Une disposition analogue s'observe à la base des tentacules sagittaux, de sorte que leurs mouvements sont parfaitement assurés.

Entre les cellules épithélio-musculaires se trouvent de nombreuses glandes unicellulaires, isolées ou groupées, au nombre de dix à douze, autour des batteries qu'elles entourent chez le *Parantipathes larix* et le *Leiopathes glaberrima* d'une couronne continue. Dans l'*Antipathella subpinnata*, elles ne présentent pas de caractères spéciaux autour des boutons urticants : il arrive parfois qu'elles sont un peu plus colorées ou qu'elles contiennent des granulations éosinophiles, mais le plus souvent elles sont identiques aux autres.

L'hémalun ou le bleu de toluidine ou encore la thionine permettent de distinguer dans l'ectoderme trois sortes de glandes et de voir qu'elles occupent tous les espaces compris entre les cellules épithélio-musculaires, qu'il n'y a aucune lacune. Les glandes à mucus sont de trois sortes : les unes, les plus nombreuses dans le *Parantipathes larix*, sont remplies de

fines granulations qui se colorent vivement par l'éosine ou la fuchsine acide; elles paraissent identiques à celles qui ont été décrites chez les Hexactiniaires et que K. C. Schneider (1902) a appelées cellules à albumine. Les autres ont un contenu floconneux, qui prend l'aspect d'un réseau à mailles fines ou grossières, suivant les espèces. Enfin, celles qui entourent les batteries ne paraissent être que les précédentes quelque peu modifiées, dont le contenu est devenu plus homogène. Toutes ces glandes prennent naissance dans la partie profonde du feuillet, aux dépens des cellules irrégulières, souvent étoilées, qui tapissent la mésoglée. Cependant il est possible que celles à fines granulations éosinophiles fassent exception, qu'elles résultent de la transformation des cellules épithélio-musculaires : il existe en effet parfois, autour de leurs noyaux, de petites granulations, très régulièrement alignées.

Les batteries sont le plus abondantes dans les tentacules et dans l'*Antipathella subpinnata*, elles arrivent même, à leur extrémité, à se toucher; il en résulte que, là, la partie superficielle de l'ectoderme est formée uniquement de cnidoblastes et de cellules sensitives. C'est également dans les tentacules que les cellules urticantes sont le plus nombreuses dans chaque batterie. Chacune de celles-ci renferme, comme van Pesch l'a déjà observé chez l'*Eucirripathes Rumphii* van Pesch, deux variétés de cellules urticantes, des spirocystes et des cnidoblastes à corps axial très allongé. J'ai pu observer que les premiers sont placés au centre, les seconds à la périphérie (Pl. XV, fig. 10) et cette disposition est surtout très nette chez le *Parantipathes larix*. Exceptionnellement, les boutons urticants renferment de grands cnidoblastes, à corps axial court, très épineux : ceux-ci se rencontrent également dans les autres parties de l'ectoderme, mais surtout, comme nous le verrons, dans les entéroïdes.

Les cellules urticantes sont difficiles à dénombrer dans les batteries, même lorsqu'elles sont coupées transversalement. Dans le *Leiopathes glaberrima*, j'ai pu, sur l'une d'elles, en compter 120, dont 95 spirocystes; sur une autre, 111; de sorte que dans les tentacules de cette espèce, il y en a plus de 100

dans chaque batterie. Chez l'*Antipathella subpinnata*, elles sont habituellement au nombre d'une cinquantaine, dont 35 spirocystes; cependant il y en a parfois beaucoup plus : 50 spirocystes et 30 cnidoblastes à corps axial. Enfin, chez le *Parantipathes larix*, leur nombre est à peu près le même que dans l'espèce précédente.

Sur le cône oral, les batteries, à mesure que l'on descend vers la base de la colonne, deviennent plus rares et renferment moins de cellules urticantes. Le nombre de celles-ci ne dépasse guère finalement une vingtaine dans le *Leiopathes glaberrima*. De plus, contrairement à ce qu'ont affirmé les auteurs, il existe des cnidoblastes isolés dans la paroi du corps (Pl. XV, fig. 4 et 3 et Pl. XVI, fig. 6).

Entre les cnidoblastes se trouvent les cellules sensibles dont la forme est peu différente de celle des éléments épithéliomusculaires. Elles sont allongées, montrent une structure fibrillaire et leurs extrémités distales étalées se touchent pour former un réseau dont les mailles sont occupées par les cellules urticantes (Pl. XV, fig. 2, 3 et 14 et Pl. XVI, fig. 13). A l'état vivant et sur les coupes, il est facile de voir qu'elles portent un bouquet de cils tactiles plus volumineux, plus longs et plus facilement colorables que les cils vibratiles qui surmontent les cellules épithéliomusculaires. Elles renferment un noyau allongé et se continuent par une partie effilée jusqu'à la couche nerveuse dans laquelle elles se terminent, souvent au contact d'une cellule ganglionnaire multipolaire, par une partie un peu renflée contenant un petit corps central (Pl. XV, fig. 2).

F. Pax (1914) cite une observation analogue faite par von Heicke. Chez le *Rhodarea lagrenæi*, ce savant aurait également reconnu la présence de cellules sensibles; F. Pax, après l'avoir vivement critiqué, ajoute qu'il a rencontré, chez les Madréporaires et les Antipathaires de semblables formations, mais que ce ne sont que des nématocystes dégénérés ou des cellules urticantes éclatées. Mes figures ne laissent, ce me semble, aucun doute sur ce point.

Chez le *Parantipathes larix*, j'ai cru voir que les cellules interposées entre les cnidoblastes n'étaient peut-être pas toutes

sensitives; quelques-unes paraissent surtout contractiles. Elles se distinguent des autres par leurs noyaux plus allongés, par leur protoplasme moins abondant et surtout parce qu'elles vont se fixer sur la mésoglée; cependant, comme je n'ai pas vu de fibrilles différenciées à leur intérieur, je me demande si ce ne sont pas simplement des cellules de soutien. On trouve parfois des fibrilles musculaires à la base des batteries, mais elles sont situées surtout sur leur pourtour et appartiennent à des cellules épithélio-musculaires du voisinage.

Au-dessus des assises musculaires et conjonctives s'en trouve une autre constituée par un réseau de très fins filaments, et considérée par tous les auteurs, hormis Sanchez y Sanchez (1918), comme nerveuse. Elle est toujours très bien développée et facilement visible dans les tentacules au-dessous des batteries (Pl. XV, fig. 3 et 14) : en dehors de celles-ci elle devient souvent très difficile à voir; cependant, je crois qu'elle est continue, sauf peut-être dans le *Leiopathes glaberrima*. Dans la paroi du corps et le sarcosome, cette assise forme une couche bien régulière, et elle contient, là, comme partout ailleurs, des cellules multipolaires qui, dans le *Parantipathes larix*, forment, au-dessous des batteries, de véritables ganglions (Pl. XX, fig. 7). Dans les autres espèces, les cellules nerveuses bien que plus nombreuses ne forment pas, là, d'amas nets.

Les cellules ganglionnaires ont un noyau arrondi entouré d'un protoplasme peu abondant et peu dense, qui montre un réseau très irrégulier; il en part des prolongements de structure fibrillaire formant la couche nerveuse qui vont porter l'excitation aux cnidoblastes et aux muscles ou la leur transmettent par d'autres neurones.

La couche nerveuse contient également de petites sphérules qui se colorent en noir intense par l'hématoxyline ferrique et en bleu par l'hémalun dont je ne connais pas la nature et qui semble se rencontrer aussi chez les Hexactiniaires : j'ai du moins cru les reconnaître dans les figures de K. C. Schneider.

Sanchez y Sanchez a prétendu que, chez les Hexactiniaires, la couche, dite nerveuse, est en réalité conjonctive. Il s'appuie, pour l'affirmer, sur ce qu'elle ne se teint pas par les méthodes

de coloration du système nerveux. C'est une question que je ne puis trancher, mais comme cette assise est le plus développée dans les régions où sont accumulées les cellules sensibles, sous les batteries et particulièrement à l'extrémité des tentacules (ce qui est vraisemblablement en rapport avec la plus grande sensibilité de la partie terminale de ces organes), j'ai continué à la considérer, avec tous les anciens auteurs, comme nerveuse.

Chez un grand nombre d'Hydrozoaires, à cause de la grande sensibilité que présente leur région péristomienne, beaucoup ont admis qu'il existait un anneau nerveux autour de la bouche. Chez les Antipathaires, la couche nerveuse présente, là, la même structure que partout ailleurs, elle contient de nombreuses fibrilles, quelques cellules ganglionnaires et est un peu plus développée que dans le reste du cône oral, mais son épaisseur est moindre que dans les tentacules.

Il résulte de cette description que l'ectoderme des Antipathaires présente la même structure que celui des Hexactiniaires, avec cette différence qu'il ne contient pas d'éléments de soutien. Les cellules épithélio-musculaires y jouent un double rôle : elles forment la charpente du feuillet et permettent les mouvements. Chez les Hexactiniaires, la division du travail serait poussée plus loin ; il me sera toutefois permis de faire remarquer que les figures des auteurs ne sont pas tout à fait convaincantes : elles montrent nettement les cellules de soutien, quant aux myoblastes, l'on ne voit que leurs parties différenciées, les fibrilles, le reste de la cellule, le noyau et le sarcoplasme, n'est jamais nettement représenté ; aussi me suis-je demandé s'il y avait bien deux sortes d'éléments.

Endoderme. — Ce feuillet qui tapisse tout le cœlentéron et les cloisons, présente une structure de tous points comparable à celle de l'ectoderme, mais, à cause de son épaisseur réduite, et de la différenciation moins parfaite de certains de ses éléments, les différentes couches sont souvent très difficiles à distinguer. Les assises profondes, mésenchymateuse, musculaire et nerveuse, sont, presque partout, plus ou moins confondues et

ce n'est qu'à certains endroits favorables des préparations qu'il est possible de les reconnaître.

Les cellules mésenchymateuses, qui établissent la communication entre les parties internes et externes, sont étoilées, aplaties et extrêmement difficiles à voir dans l'*Antipathella subpinnata* et vraisemblablement dans toutes les espèces dont les polypes sont très petits.

L'assise musculaire s'observe facilement dans le *Parantipathes larix* et le *Leiopathes glaberrima*. Elle est constituée par des fibrilles transversales, c'est-à-dire annulaires, formées par la base effilée des cellules épithélio-musculaires. Celles-ci ont une forme beaucoup moins régulière que celles de l'ectoderme; leur partie distale encore étalée, limite le feuillet et ne porte ici qu'un long flagelle; enfin leur noyau est arrondi, volumineux, peu chromophile. La fibrille de la base se continue encore dans toute la longueur de l'élément, de sorte que ces cellules présentent la même structure que celles de l'ectoderme, mais leur différenciation est moindre dans le sens musculaire et elles ne portent pas une touffe de cils.

Le feuillet interne renferme également des glandes, des cnidoblastes et des cellules sensitives.

Les glandes sont abondantes et présentent trois variétés : les unes, toujours situées dans la partie profonde, contre la mésoglée, ont un contenu très clair, très transparent et se présentent à première vue comme de grands espaces vides. En réalité, elles sont remplies d'une substance floconneuse ayant l'aspect d'un réseau très fin, qui est bien apparent, après une coloration par le bleu de toluidine : ce sont des glandes à mucus presque semblables à celles de l'ectoderme. D'autres renferment de fines granulations. Enfin, celles de la troisième variété, situées encore dans la partie profonde, et surtout abondantes dans le *Leiopathes glaberrima*, contiennent des sphérules assez volumineuses, fuchsinophiles et elles sont particulièrement développées dans l'endoderme axial et l'actinopharynx (Pl. XVI, fig. 2).

Contrairement à ce qu'ont cru observer Brook et van Pesch, il existe dans tout le feuillet des cellules urticantes, presque tou-

jours isolées; ce n'est qu'exceptionnellement (Pl. XVIII, fig. 6) que j'ai rencontré, dans le *Leiopathes glaberrima* et le *Parantiopathes larix*, de petites batteries. Ces dernières ne renferment que de très petits cnidoblastes à corps axial très allongé, peu différents de ceux de l'ectoderme, sauf la taille. La cellule tout entière est moins allongée, et le noyau situé près de la base de la capsule ou un peu sur le côté. Le corps cellulaire irrégulier paraît parfois en relations avec une cellule nerveuse. Le plus souvent, ils sont isolés et c'est toujours le cas pour les spirocystes. Ces derniers ne paraissent pas fonctionnels car leur direction est quelconque, oblique, parallèle à la surface, ou même renversée : ceci m'avait fait d'abord penser qu'ils avaient été phagocytés, mais j'ai pu ensuite constater qu'ils prennent bien naissance dans ce feuillet, et toujours aux dépens de cellules qui sont accolées à la mésoglée ou encastrées dans sa substance.

Les cellules sensibles, que l'on distingue généralement mieux, parce qu'elles sont là plus abondantes, au voisinage des cnidoblastes, sont plus régulièrement allongées que les cellules épithélio-musculaires et se terminent probablement dans la couche nerveuse : c'est un point que je n'ai pu vérifier. Elles sont à peu près semblables à celles du feuillet externe et portent une touffe de cils tactiles.

Quant à la couche nerveuse, qui contient quelques cellules multipolaires assez rares, elle n'est bien nette que par endroits et je ne puis dire si elle est ou non continue.

Il est possible que la difficulté que l'on éprouve à distinguer les assises musculaire, mésenchymateuse et nerveuse tienne à ce que ces deux dernières n'existent pas partout. Cependant, je crois plutôt que la couche nerveuse ne manque nulle part. En effet, dans la partie profonde, il existe de fines fibrilles ramifiées anastomosées, structure que ne présentent point les éléments musculaires.

Il n'y a pas lieu, dans l'étude anatomique, d'insister sur le développement plus ou moins grand des glandes à mucus. Il est certain que lorsque la colonie, conservée longtemps en aquarium, a perdu une partie de sa vitalité, les polypes ne

s'épanouissent plus qu'incomplètement et il y a émission d'une quantité considérable de mucus. Ceci se voit aussi nettement sur les animaux fixés.

Il n'y a là qu'un phénomène bien connu que l'on constate dans tous les cas d'hypertrophie. Le non-fonctionnement des cellules digestives et autres a amené une moindre vitalité qui tend à être compensée par une surproduction de substance sécrétée par les glandes.

Le contraste entre l'ectoderme et l'endoderme est peu marqué : le premier, en contact avec le milieu, comprend des unités qui ont un rôle de protection et bien peu d'organismes ont à leur disposition des appareils de défense si nombreux et, comme nous le verrons plus loin, si perfectionnés. La protection est encore assurée par les glandes à mucus, tandis que l'appareil ciliaire conduit à la bouche les particules nutritives.

Le feuillet externe a également ici, comme partout ailleurs, un rôle sensitif; de là l'abondance des cellules chargées de recevoir les impressions et de les transmettre par les éléments de la couche nerveuse à tout le reste de l'organisme. Le grand développement du système nerveux est certainement l'un des traits les plus remarquables de l'anatomie des Anthozoaires.

Le feuillet interne, qui tapisse la vaste cavité gastrovasculaire, a bien encore ici le même rôle que chez tous les autres Métazoaires. Le coelentéron est toutefois loin d'être vraiment interne : sans doute du fait qu'il communique largement avec le milieu extérieur, ses cellules, beaucoup moins spécialisées que chez les animaux plus élevés, montrent des caractères qui, en somme, diffèrent peu de ceux des éléments ectodermiques.

Bouche et actinopharynx. — L'orifice buccal, presque toujours allongé suivant l'axe sagittal dans les colonies fixées, est, le plus souvent, à peu près circulaire lorsque le polype est bien épanoui. Il peut être fermé par un sphincter assez peu développé formé par les cellules épithélio-musculaires de l'endoderme, dont les fibrilles acquièrent, là, une taille à peu près égale à celles de l'ectoderme (Pl. XVI, fig. 10). Cette disposition doit

être rapprochée de celle que l'on rencontre chez les Actinies primitives dont le sphincter est absent ou rudimentaire.

La paroi interne de l'actinopharynx a une structure qui paraît compliquée et qu'il est difficile d'analyser à cause de la taille et du grand nombre des éléments pressés les uns contre les autres. Sauf dans l'*Antipathella subpinnata*, où la couche musculaire paraît manquer, la région profonde transparente, toujours peu colorée, est formée par les fibrilles terminales des cellules épithélio-musculaires qui sont, dans le *Parantipathes larix*, très fines et longitudinales, et là encore, comme dans l'ectoderme proprement dit, se prolongent dans toute la longueur de l'élément. Puis viennent les cellules mésenchymateuses peu distinctes et la couche nerveuse constituée par un fin réseau bien apparent, contenant par place des cellules multipolaires (Pl. XVI, fig. 2) : cette dernière montre tantôt la même épaisseur sur tout le pourtour du tube (*Leiopathes* et *Parantipathes*), tantôt (*Antipathella*) elle est plus développée, plus épaisse dans les parties latérales que dans les régions sagittales.

Enfin, la dernière zone renferme les glandes, les cnidoblastes, les cellules sensibles et épithélio-musculaires. Ces dernières, très effilées, montrent à leur surface, une région nettement fibrillaire que Sanchez y Sanchez a observée chez diverses Actinies. A leur extrémité distale, elles sont séparées les unes des autres par du ciment, qui forme des cadres intercellulaires comme on le constate dans un grand nombre d'épithéliums. Les cellules se terminent par de petits cônes d'où partent les longs flagelles (Pl. XVI, fig. 9) qui, comme les cils ectodermiques, sont difficiles à conserver, ce qui explique qu'ils n'aient été figurés par aucun auteur. Les flagelles ont la même longueur sur tout le pourtour de la cavité digestive et il n'y a aucune gouttière qui puisse donner même une apparence de siphonoglyphe.

L'actinopharynx du *Leiopathes glaberrima* (Pl. XVI, fig. 2) présente les trois sortes de glandes que nous avons rencontrées dans l'endoderme : glandes à grosses sphérules fuchsinophiles, identiques à celles du cœlentéron et, comme elles, situées dans la partie profonde du feuillet; glandes à mucus dont les unes,

ovalaires, ont un contenu floconneux peu colorable, tandis que les autres, très allongées, sont remplies de fines granulations éosinophiles. Celles-ci ont leur corps situé dans la partie profonde du tissu pharyngien et les sphérules, qui prennent naissance au voisinage du noyau, vont s'amasser près de la surface dans des réservoirs qui s'ouvrent dans la cavité digestive. Ces deux dernières variétés sont les seules que l'on trouve dans le *Parantipathes larix*.

Toutes les formes de cellules urticantes se rencontrent dans l'actinopharynx, mais les spirocystes y sont rares; le fait que **Brook, van Pesch, Pax** ont dit que ces organites font entièrement défaut, montre que ces auteurs n'ont pas étudié avec assez de soin leurs préparations.

Van Pesch a observé, dans l'*Eucirripathes nana* van Pesch, que le tissu actinopharyngien se continue jusque sur les bords de l'orifice buccal et qu'il est, là, séparé de l'ectoderme par une lamelle de mésoglée. J'ai observé la même disposition dans le *Parantipathes larix* (fig. III); dans les deux autres espèces, la séparation est moins bien marquée et, probablement à cause de la fixation, le feuillet interne ne semble pas se continuer jusqu'à la partie tout à fait externe de l'entrée de l'actinopharynx. Ceci explique que les cils soient, autour de la bouche, plus longs que sur le reste de l'ectoderme. Ce sont, en réalité, des flagelles formés non par les cellules de ce dernier feuillet mais par les éléments épithélio-musculaires de l'actinopharynx.

Cloisons. — L'étude de leur disposition fera l'objet d'un autre chapitre. Je me bornerai ici à indiquer leur structure, qui consiste en une lame de mésenchyme contenant la mésoglée, doublée sur ses deux côtés par l'endoderme : au point où leur substance de soutien se raccorde à celle de la paroi du corps se trouve une partie épaissie, plus ou moins triangulaire (Pl. XV, fig. 8), qui montre, dans le *Leiopathes glaberrima*, une structure réticulée. L'endoderme présente les mêmes éléments que dans les autres parties du cœlentéron. Les fibrilles musculaires, de direction radiaire, *jamais longitudinale*, sont très peu développées sauf le long des cloisons latérales, encore dans l'*Anti-*

pathella subpinnata, n'ai-je pu les voir de façon sûre que près des points d'insertion des cloisons sur la colonne, et seulement à leur partie inférieure.

Entéroïdes. — Ces organes portés, comme on sait, par les cloisons latérales, ne sont pas ramifiés dans les espèces étudiées; c'est donc par une faute d'observation que Brook les a décrits ainsi dans l'*Antipathella subpinnata*. Van Pesch a également cru

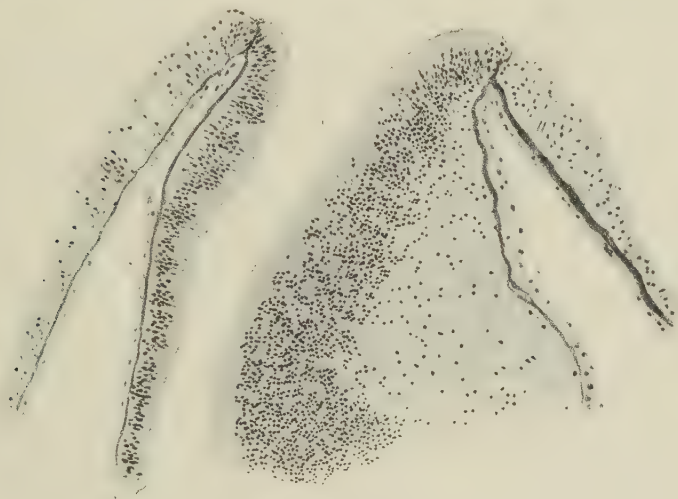


Fig. III. — *Parantipathes larix* : coupe verticale du cône oral. G. : 490/1.

les voir ramifiés dans un certain nombre d'espèces, mais ses figures ne sont pas probantes. Les coupes m'ont montré souvent des aspects semblables dûs à leur enroulement et à leur pelotonnement. Les mésentères sagittaux semblent parfois en porter de rudimentaires au point où ils se détachent de l'actinopharynx : ceci est dû à ce que celui-ci se recourbe vers l'intérieur du coelentéron et se prolonge là un peu plus bas que sur le reste de son bord inférieur. Les cloisons portent, de ce fait, à leurs extrémités internes, un amas de tissu pharyngien, dont la structure est presque identique à celle de la partie différenciée des entéroïdes, ce qui explique sans doute la méprise probable des auteurs.

La structure de ces organes est connue dans ses grandes lignes. Le cordon de mésoglée est revêtu sur les deux tiers de sa surface par l'endoderme, qui montre ses caractères habituels, mais avec des fibrilles musculaires très développées, beaucoup plus volumineuses que celles de l'ectoderme. Brook les a déjà signalées dans le *Cirripathes propinqua*, et van Pesch dans beaucoup d'espèces, mais elles ne seraient, d'après eux, que peu développées. Les cellules épithélio-musculaires montrent toujours la même structure que dans les autres parties du coelentéron, toutefois, sans doute parce qu'elles sont plus hautement différenciées dans le sens musculaire, la partie terminale de la fibrille qui prolonge la cellule est beaucoup plus volumineuse que celle contenue dans le corps cellulaire. Le cordon mésogléen, sur le reste de sa surface, porte un tissu différencié semblable à celui de l'actinopharynx; l'endoderme, un peu plus développé de chaque côté, forme deux régions glandulaires homologues des lobes latéraux décrits chez les autres Anthozoaires, mais ils sont ici à peine esquissés.

Les parties différenciées des entéroïdes présentent quelques dissemblances avec le tissu actinopharyngien dont la plus marquée est due au grand nombre des cnidoblastes; aussi ne puis-je m'expliquer comment il se fait que tous mes prédécesseurs aient dit que ces organes ne contenaient pas de nématocystes. Parmi ceux-ci, la grande variété à corps axial court est toujours la plus abondante; avec elle, on rencontre, dans le *Parantipathes larix*, de petits cnidoblastes à corps axial très allongé semblables à ceux de l'endoderme. Ces deux formes se retrouvent dans le *Leiopathes glaberrima* qui montre de plus de grands cnidoblastes sans corps axial. Dans l'*Antipathella subpinnata*, la petite variété fait presque entièrement défaut.

Au voisinage des cellules urticantes, se trouvent des éléments sensitifs très allongés, un peu renflés dans leur partie terminale, qui contient le noyau et porte probablement un cil court.

Les cellules épithélio-musculaires, très effilées et munies de longs flagelles comme celles de l'actinopharynx, sont encore parcourues par une fine fibrille à peine marquée, sauf à leur extrémité distale où elle devient très chromophile et bien visible.

Les glandes présentent également quelques différences. Celles à grosses sphérules fuchsinophiles manquent presque complètement dans le *Leiopathes glaberrima*, alors que les autres sont nombreuses. Dans l'*Antipathella subpinnata*, ce sont au contraire les premières qui sont abondantes tandis que les glandes à mucus dont le contenu est clair, floconneux, font défaut.

Enfin, la région profonde renferme un réseau nerveux avec cellules ganglionnaires et, contre la mésoglée, une couche conjonctive : mais ces deux parties sont, comme dans tout le reste de l'endoderme, très difficiles à distinguer.

Lorsqu'on étudie avec soin les entéroïdes, il est facile de voir qu'en beaucoup de points le passage de ce tissu différencié à l'endoderme est si progressif qu'il est impossible de l'en séparer et que, par suite, il paraît résulter de sa transformation.

L'étude du polypier et celle des assises qui l'entourent seront faites dans le chapitre V en même temps que sa formation.

La structure microscopique des Antipathaires est en somme à peu près la même que celle des autres Anthozoaires : cependant Roule, qui n'a vu ni la couche musculaire, ni les cellules conjonctives et urticantes, ni les éléments nerveux et sensitifs, leur a trouvé une structure très simple, très primitive.

Parasites. — Les Hydraires, Bryozoaires et Cirripèdes que l'on rencontre fréquemment sur les colonies d'Antipathaires ne peuvent pas être considérés comme des véritables parasites. Le polypier, sur lequel ils se sont installés à la faveur d'un traumatisme, leur sert simplement de support.

Brook a signalé chez l'*Antipathella subpinnata* deux parasites : l'un vermiforme, dont il n'a pu déterminer les affinités, l'autre infusoriforme.

Van Pesch a trouvé un Plathelminthe et un organisme unicellulaire dans quelques espèces.

Dans les trois colonies de *Parantipathes larix* que j'ai pu observer, les polypes contenaient souvent des Infusoires ciliés holotriches, très mobiles ; j'ai pu en compter jusqu'à 7 dans

la même cavité gastrovasculaire. Il est à remarquer que leur contact n'excite pas les cellules sensibles et ne fait pas exploser les cnidoblastes. Il y a là un fait comparable à celui qui a été signalé à propos du *Trichodina pediculus*, qui vit sur l'Hydre d'eau douce, se promène sur son corps et ses tentacules, sans jamais déterminer l'explosion des cellules urticantes.

Ces Infusoires sont remarquables par le grand nombre de leurs appareils de défense. Leur ectoplasme est bourré de trichocystes formés d'un bâtonnet logé dans une vacuole claire et présentant à sa base un petit corpuscule arrondi. La paroi du corps paraît présenter de nombreux pores par lesquels sortent ces organites. Nous avons peut-être là un exemple d'organes parfaitement inutiles : l'on ne voit guère à quoi peuvent leur servir ces appareils, s'ils ne sont pas des parasites temporaires.

Une autre particularité de ces Infusoires est qu'ils ne paraissent pas contenir de noyaux distincts. Quel que soit le colorant employé, je n'ai pu observer que des granulations chromatiques, situées dans la partie superficielle de l'endoplasme. Ce fait est à rapprocher de ceux qui ont été signalés par Balbiani, Grüber, Maupas et d'autres auteurs chez d'assez nombreuses espèces.

CHAPITRE III

LA STRUCTURE DE LA MÉSOGLEE ET LA QUESTION DU FEUILLET MOYEN

Ce sont les frères Hertwig (1880) qui, les premiers, ont prétendu que la mésoglee était un produit de sécrétion des deux feuillets primordiaux et tous les auteurs ont ensuite, sans apporter la moindre preuve, adopté cette opinion. Il suffit que des idées soient lancées par des savants en renom pour qu'elles acquièrent immédiatement un puissant pouvoir de dissémination.

Cependant Gœtte (1898), à la suite de ses recherches sur la

larve du *Cribrina gemmacea*, a cru observer que la lamelle de soutien n'était produite que par les cellules ectodermiques, tandis que, chez les Acalèphes, elle serait, pour Hyde (1894), formée par l'endoderme seul.

Faurot (1907) est, je crois, le seul qui ait émis un doute sur cette origine et l'on trouve, dans son dernier mémoire sur le développement du pharynx et des cloisons chez les Hexactiniaires, cette remarque tout à fait juste : « c'est sans observation précise et toujours très vaguement que l'on a avancé que la couche moyenne des Hydrozoaires et des Scyphozoaires était un produit de sécrétion » de l'ectoderme et de l'endoderme.

Beaucoup, tout en admettant les idées des frères Hertwig, l'ont considérée comme un tissu conjonctif. Avant de discuter cette opinion, il me faut commencer, puisque l'on est loin d'être d'accord sur ce point, par dire ce que j'entends sous cette appellation. C'est un tissu formé de cellules conjonctives, et d'une substance interstitielle qui, tantôt est sécrétée par elles, tantôt résulte de leur transformation, tantôt, enfin, de leur sécrétion et de leur transformation. J'ajouterai qu'il peut se faire que la substance interstitielle soit très réduite ou même liquide, et qu'il arrive peut-être que les cellules disparaissent après l'avoir produite.

Chez les Cœlentérés, tous les auteurs n'ont parlé que de la substance interstitielle : personne, excepté Sanchez y Sanchez (1918), n'a jamais montré les cellules qui l'ont sécrétée. Sont-ce toutes celles de l'ectoderme et de l'endoderme ? Une pareille supposition n'est, je crois, jamais venue à la pensée de ceux qui ont étudié ces animaux. D'autre part, si toutes les cellules n'ont pas ce pouvoir, quelles sont celles, parmi les cinq variétés que renferment ces feuilletts, qui le possèdent ?

Il me paraît certain, indiscutable, que ceux qui ont admis que la mésoglée était un produit de sécrétion de l'ectoderme et de l'endoderme n'ont pas le droit de la considérer comme un tissu conjonctif, pas plus qu'ils n'ont le droit de dire que la membrane basale des épithéliums est, elle aussi, un tissu conjonctif.

Dans beaucoup de groupes (Acalèphes, Alcyonaires, Hexactiniaires, Zoanthaires, Cérianthaires) il existe des cellules dans la mésoglée : toutefois, jusqu'à maintenant, il a toujours été admis, et toujours sans preuve, que ce sont des éléments migrants provenant des deux feuilletts mais surtout de l'ectoderme et qu'ils n'ont aucun rôle dans sa formation.

Hickson (1895) chez l'*Alcyonium digitatum*, Ashworth (1899) chez le *Xenia Hicksoni* et von Heider chez les Zoanthaires ont considéré les cellules étoilées de la mésoglée comme de nature nerveuse : interprétation qui est sûrement inexacte ; il est du reste bien connu que ce sont elles qui, chez les Alcyonaires, forment les spicules.

Les cellules mésogléennes sont souvent situées dans des espaces clairs, sortes de vacuoles qui ont été observées par de nombreux auteurs chez les Hexactiniaires et par van Pesch dans l'*Eucirripathes anguina*. Ces capsules transparentes ne peuvent pas s'expliquer par un ratatinement des cellules, car il faudrait supposer que les réactifs leur ont fait subir une réduction de volume régulière et considérable, puisque leur taille serait devenue un tiers environ de ce qu'elle était sur le vivant. D'après une autre explication (K. C. Schneider, 1902), la capsule serait due à une accumulation de lymphe autour de chaque corps cellulaire : bien qu'elle soit plus vraisemblable, cette interprétation ne résiste pas à un examen fait à un fort grossissement après l'une des méthodes de coloration employées pour l'étude du tissu conjonctif.

Quant à la mésoglée proprement dite, elle est fibrillaire, spongieuse, ou homogène. Cette dernière structure, qui est celle des Antipathaires, a été observée dans le genre *Bolocera* et chez un Zoanthaire, l'*Epizoanthus hirondelli*, par Jourdan (1895) qui a considéré la mésoglée comme un tissu chondroïde et l'a comparée au tissu cartilagineux.

Canlgrem (1893) avait aussi, auparavant, étudié ce tissu chez les *Bolocera* et reconnu que les noyaux sont entourés de prolongements protoplasmiques étoilés autour desquels se trouve une capsule membraneuse qui ne peut être considérée comme une membrane cellulaire. Mais pour F. Pax (1914) il

n'y aurait là qu'une ressemblance purement extérieure avec le tissu cartilagineux.

Mes observations confirment et complètent celles de **Carlgren** et de **Jourdan**.

Dans l'*Antipathella subpinnata*, dont les polypes sont très petits, la mésoglée mince contient rarement des cellules; l'on peut admettre qu'elle est suffisamment perméable pour assurer les échanges entre les parties externes et internes. Dans les deux autres espèces, la lamelle de soutien étant plus épaisse, il s'établit, pour faciliter la distribution de la nourriture et de l'oxygène à toute la masse, une disposition qui consiste en sa pénétration par les cellules mésogléennes dont les ramifications s'anastomosent les unes avec les autres et établissent une relation facile entre l'ectoderme et l'endoderme. Les cellules sont assez nombreuses dans le *Parantipathes larix* et abondantes dans le *Leiopathes glaberrima* comme cela a déjà été indiqué dans le chapitre II. Leur corps (Pl. XV, fig. 8 et 11 et Pl. XVI, fig. 4 et 12) est constitué par un noyau arrondi ou ovalaire, entouré d'une mince couche de protoplasme, qui, très souvent, présente des prolongements plus ou moins ramifiés et ceux-ci s'unissent à travers les fins canalicules de la substance de soutien à ceux des cellules voisines situées à son intérieur ou à sa surface. Elles se multiplient par voie directe, comme le montrent fréquemment des noyaux étirés ou accolés et, lorsqu'elles ne se sont pas métamorphosées, ne paraissent avoir que ce seul mode de division. Les espaces dans lesquels elles sont logées et les canalicules dans lesquels circulent leurs prolongements paraissent notablement plus grands que les parties qu'ils renferment. Cependant, un examen minutieux montre qu'ils ne sont pas vides, mais contiennent une substance très légèrement granuleuse, presque transparente, moins facilement colorable que la substance mésogléenne bien formée, qui est le produit encore incomplètement transformé de leur sécrétion. Cette enveloppe comparable à la capsule de cartilage qui entoure les chondroblastes, se retrouve autour des canalicules : ceci montre qu'il faut admettre que tout le protoplasme a le pouvoir de sécréter la substance mésogléenne

ou qu'il la rejette par toute sa surface si cette fonction est dévolue au noyau. Je pense que c'est cette capsule transparente qui a été considérée soit comme un espace vide, soit comme une logette remplie de lymphe. Certaines cellules mésogléennes ne sont pas entourées d'une capsule ou n'en ont qu'une très réduite et ceci s'explique aisément par ce fait que leur activité sécrétrice n'est pas continue.

Ces éléments ne se trouvent pas seulement à l'intérieur de la mésoglée, ils forment encore à sa surface externe et interne (Pl. XVI, fig. 4) un revêtement qui est discontinu puisqu'il est traversé partout par la base des cellules épithélio-musculaires dont les fibrilles s'insèrent sur ce support résistant. Lorsque l'on peut voir sur une certaine longueur cette couche qui tapisse la mésoglée, on constate que les cellules sont parfois fusionnées en un syncytium avec noyaux.

Il est facile de constater de plus que les éléments de la surface sécrètent, eux aussi, de minces lamelles de substance de soutien et contribuent à augmenter son épaisseur, ou même à la former tout entière.

La figure 12 (Pl. XVI) montre qu'en certains points il existe, chez les Antipathaires, un véritable plexus mésogléen comparable à celui qui a été décrit chez les Alcyonaires par **Hickson** et **Ashworth**, et que **Stanley Gardiner** a retrouvé, dans le *Flabellum*. Mais **Miss E. Pratt** a bien montré que ces cellules étaient douées de mouvements amiboïdes, caractère que ne présentent point les cellules ganglionnaires, au moins chez l'adulte, et que leurs prolongements n'étaient pas des fibres nerveuses, mais de simples pseudopodes. Ce même auteur considère que leur fonction est de distribuer la nourriture et note qu'elles sont, en général, plus abondantes au voisinage des centres digestifs. Toutefois, il ajoute qu'il est possible qu'elles aient aussi une fonction excrétrice et même une fonction nerveuse puisqu'elles sont en relation à la fois avec l'ectoderme et l'endoderme.

Je ne puis dire si les cellules de la mésoglée sont toutes conjonctives. Je n'ai rien observé qui puisse me faire penser qu'il en est d'une autre nature et, bien qu'il eut été satisfaisant

pour l'esprit de montrer une relation entre les couches nerveuses externe et interne, rien n'autorise une pareille hypothèse.

La substance interstitielle homogène présente quelquefois, par places, de fines striations plus ou moins parallèles les unes aux autres et de direction variable. Sont-ce des altérations dues au réactif ou de très fins canalicules? En général, il est possible de reconnaître en elle deux parties : une centrale plus homogène, l'autre périphérique irrégulière contenant dans ses excavations les cellules du mésenchyme et pénétrant parfois entre les éléments des feuillet interne et externe pour leur fournir un soutien.

Il résulte de ceci :

1° Que, dans les trois espèces étudiées, non seulement la mésoglée n'est pas anhyste, comme l'avait cru **Brook**, mais que, de plus, elle n'est pas formée par les deux feuillets primordiaux : *elle provient de l'activité propre des cellules qu'elle renferme ou de celles qui la tapissent.*

2° Que les cellules que l'on trouve dans les parties profondes de l'ectoderme et de l'endoderme et que **van Pesch** a signalées à la base du feuillet externe dans le *Sibopathes gephura*, ne sont pas des éléments ectodermiques ou endodermiques en train d'émigrer dans la mésoglée, mais des cellules mésenchymateuses qui, lorsqu'elles se différencient pour former les cnidoblastes et les glandes, se déplacent au contraire vers la surface du corps ou vers la lumière de la cavité gastro-vasculaire.

3° Que, dans les espèces considérées, et vraisemblablement dans tout le groupe, il existe entre l'ectoderme et l'endoderme un tissu conjonctif typique qui forme un véritable feuillet moyen (mésenchyme) au sens large du mot. L'embryogénie seule pourra montrer s'il doit être considéré comme un mésoblaste parenchymateux ou un mésenchyme plus ou moins tardivement différencié. La première hypothèse paraît la plus plausible par ce que nous savons des Cténophores et des autres Métazoaires.

Il est en effet impossible, par l'étude des formes adultes, de dire quelle est l'origine des cellules mésenchymateuses. Tout ce que je puis affirmer, c'est que jamais je ne les ai vues prendre

naissance aux dépens d'éléments ectodermiques ou endodermiques et aucun des auteurs qui ont soutenu cette opinion n'a été capable, comme je l'ai déjà dit, de l'appuyer par des faits. Mais, si leur origine première nous est inconnue, les divisions directes, qui s'observent fréquemment, montrent qu'elles dérivent les unes des autres et ont conservé leurs caractères embryonnaires.

De semblables cellules ont été signalées, à diverses reprises, dans l'ectoderme des Hexactinaires au-dessous de la couche nerveuse et ce sont elles qui émigreraient, à travers l'assise musculaire, dans la lamelle de soutien pour former les cellules conjonctives; suivant mon interprétation, ce serait l'inverse : les cellules du mésenchyme passeraient dans les feuillets primordiaux pour s'y métamorphoser en glandes et cnidoblastes. Cependant, il n'est pas impossible, il est même probable que, dans leurs déplacements, elles puissent suivre, mais alors avant leur métamorphose, un trajet contraire.

Ceux qui ont étudié les premières phases du développement des Anthozoaires n'ont fait aucune observation précise sur l'apparition de la lamelle de soutien. Appelöf, dans son mémoire sur le développement des Actinies, paru en 1900, a étudié avec soin la segmentation et les premiers stades larvaires, mais il se borne à dire que la mésogée est sécrétée par les deux feuillets primordiaux.

Cependant, lorsque l'on examine attentivement ses figures, l'on voit, dans celle que j'ai fait reproduire (fig. IV), que le feuillet moyen semble faire son apparition sur les bords du blastopore : il y a, en effet, là de petites cellules interposées entre l'ectoderme et l'endoderme qu'il est naturel de considérer comme l'ébauche du mésoderme.

Une observation extrêmement importante, à ce point de vue, est celle de Dawydoff (1907) sur la larve d'une Narcoméduse appartenant au genre *Solmundella* (probablement le *Solmundella mediterranea*) : au pôle aboral, où l'ectoderme était épaissi et l'endoderme, formé de cellules plus hautes très vacuolisées et chargées de globules gras, plus développé, se trouvait (fig. V)

une ébauche mésodermique constituée par deux bandes cellulaires symétriques ; chacune d'elles était allongée et ses cellules disposées d'abord sur deux rangées, puis plus tard, sans ordre. L'auteur n'a pu voir sûrement l'origine de ces plaquettes mésodermiques ni leur devenir, mais il pense que leurs cellules se détachent, tombent dans le blastocœle et forment les éléments mésenchymateux de la mésoglée.

Cette observation vient confirmer d'une façon éclatante les conclusions que j'ai pu tirer de mes études sur les Antipathaires, et il est à présumer que, si les premières phases de la différenciation peuvent être suivies avec tout le soin nécessaire, elles montreront que le feuillet moyen se développe aux dépens de téloblastes.

Mais ceci ne me semble pas indispensable pour maintenir et même généraliser les résultats auxquels je suis arrivé. Je puis, à cette fin, m'appuyer sur ce qu'il est impossible de distinguer, chez les Métazoaires, le mésoderme primaire du mésoderme secondaire et qu'en particulier chez les Cténaïres tout le monde admet qu'il existe un véritable mésoblaste, bien qu'une partie

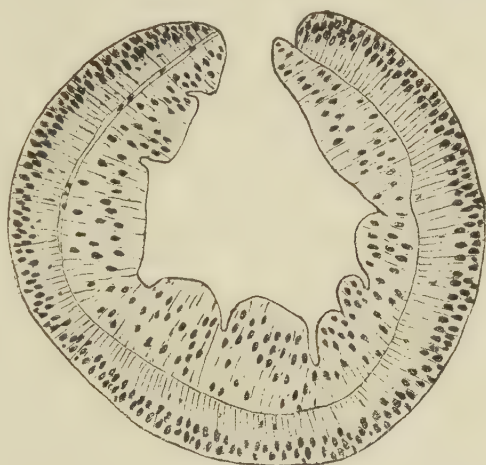


Fig. IV. — Larve d'*Actinia equina*, d'après Appellöf.

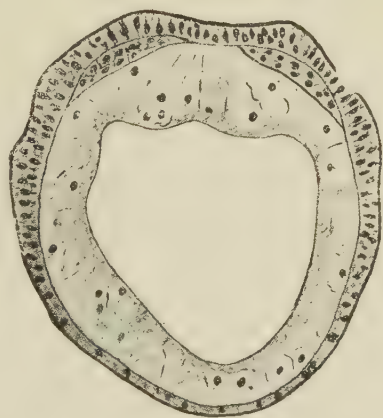


Fig. V. — Larve de *Solmundella*, d'après Dawydoff.

des cellules mésenchymateuses semble dériver (?) des feuillets voisins. Puisqu'il n'est pas possible de faire, chez l'adulte, cette distinction, je me crois autorisé, même si le mésoderme n'apparaissait que tardivement et ne se formait pas aux dépens de cellules embryonnaires, à admettre chez beaucoup de Cœlentérés, si ce n'est chez tous, l'existence d'un feuillet moyen.

Les auteurs qui, avec Balfour et Sedgwick, ont admis que les animaux métamérisés étaient des radiaires ovalisés, ont été amenés à considérer la cavité gastrovasculaire comme un cœlome et à homologuer son revêtement au mésoderme des animaux supérieurs.

A. Krempf (1921), sans accepter cette opinion sur l'origine des êtres segmentés, considère, lui aussi, le revêtement du cœlentéron comme représentant le mésoderme. Il va même plus loin, et pense que c'est là le feuillet primordial dont dérivent les deux autres, d'où naissent tous les éléments de l'organisme; aussi lui donne-t-il le nom d'*archoderme*. Il dresse, dans son travail, un tableau destiné à montrer un parallélisme parfait entre l'archoderme et le mésoderme, mais pour qu'il y eût concordance indiscutable, il faudrait qu'il fût établi :

1° Que la cavité gastrovasculaire des Cœlentérés est bien homologue du cœlome, ce qui est encore à démontrer.

2° Que c'est l'archoderme qui est la « source des éléments appelés à former les structures périodiques nouvelles ». Je prouverai plus loin qu'il n'a pas le principal rôle.

3° Qu'il donne la musculature. Chez les Antipathaires, la plus grande partie de la musculature prend naissance aux dépens de l'ectoderme et il en est de même chez les Cérianthaires : chez les Hexactiniaires c'est également ce feuillet qui produit la musculature des tentacules.

4° Qu'il est l'origine des éléments migrants (cellules de la mésoglée, cnidoblastes). Or, nous venons de voir que les cellules de la mésoglée ne dérivent ni de l'archoderme, comme le dit A. Krempf, ni de l'ectoderme et de l'endoderme, comme l'ont admis tous les autres auteurs. Quant aux nématoblastes, leur origine serait, pour presque tous, à peu près exclusivement

ectodermique, mais, selon moi, les cellules profondes qui les produisent font partie du mésoderme.

5° Qu'il donne les gonades. Les cellules sexuelles dérivent des cellules mésenchymateuses; je le montrerai dans le chapitre suivant.

Les Anthozoaires, et probablement tous les Cœlentérés sont bien des êtres triploblastiques, mais ils n'ont pas de cavité générale, et le revêtement du cœlentéron ne peut pas être considéré comme homologue du mésoderme des animaux supérieurs.

CHAPITRE IV

ORIGINE DES PRODUITS SEXUELS. — PONTE. DURÉE DE LA VIE

Pour corroborer l'opinion que je viens d'émettre qu'il existe un véritable mésoderme chez les Antipathaires, et vraisemblablement chez tous les Cœlentérés, je vais maintenant traiter la question de l'origine des produits sexuels. J'ai pu faire sur ce sujet quelques observations nouvelles qui apporteront, ce me semble, quelque lumière et montreront que les Cœlentérés se comportent, à ce point de vue, comme tous les autres Métazoaires.

Les discussions des auteurs sur l'origine des cellules reproductrices des Cnidaires sont trop connues pour qu'il soit nécessaire de les exposer en détail. Les uns ont admis qu'elles se forment aux dépens de la couche profonde de l'ectoderme; les autres qu'elles prennent naissance contre la mésoglée, dans le feuillet interne. Il a toujours paru surprenant que, chez des animaux très voisins, les produits sexuels puissent avoir une origine si différente et les détracteurs de la théorie des feuillets ont cru trouver là un argument de plus pour la saper.

J'ai pu étudier les premières phases du développement des ovules chez le *Parantipathes larix*, et celles des spermatozoïdes chez le *Leiopathes glaberrima*. Les colonies étaient, comme

Ils ont déjà observé tous les auteurs, unisexués et, comme dans la plupart des cas, les gonades se trouvaient dans les cloisons latérales. Les Antipathaires recueillis pendant l'expédition du Siboga ont montré qu'il y a quelques exceptions à cette règle. Van Pesch a trouvé chez l'*Eucirripathes contorta* des ovaires bien formés, mais cependant moins développés, dans les mésentères secondaires : ceci n'a rien de surprenant; il est certain que tous les mésentères sont homologues et peuvent porter des produits génitaux. Le savant hollandais a aussi observé chez le *Stichopathes variabilis* des testicules dans la paroi du corps près des points d'attache des mésentères transversaux primaires et même dans l'ectoderme des tentacules. Il admet que, dans ce dernier cas, une invagination de la mésoglée a transporté les testicules de l'endoderme dans l'ectoderme, et il ajoute que, si la glande génitale est restée dans l'endoderme de la paroi du corps, cela tient à ce que la mésoglée est, là, trop épaisse pour s'invaginer, tandis qu'à l'extrémité des tentacules, où elle est beaucoup moins résistante, l'invagination a pu se produire. Je ne crois pas que cette explication soit exacte; le fait se comprendra aisément lorsque j'aurai exposé mes propres observations et la façon dont elles doivent être interprétées.

Ces exceptions à la règle générale doivent être rapprochées de celle découverte par Ch. Gravier (1918) chez le *Thoracactis Topsenti*. Dans cette Actinie « c'est à l'endoderme de la colonne et non à celui des cloisons que restent adhérentes la plupart des masses génitales qui ne se sont pas encore affranchies de la paroi génératrice »; mais la médiocre conservation des individus n'a pas permis de rechercher l'origine vraie des cellules sexuelles.

Les ovules chez le *Parantipathes larix* sont, contrairement à ce qu'a cru observer Brook, toujours enfermés dans une capsule de mésoglée, et ceci dans les stades les plus jeunes. Ceux-ci permettent de constater, et cela de la manière la plus certaine, que ce ne sont pas les cellules endodermiques qui, comme l'ont affirmé les auteurs pour tous les Anthozoaires, se sont enfoncées, en même temps qu'elles grossissaient, dans la

mésoglée. La figure 12 (Pl. XV) montre, à côté d'un ovule assez bien développé, une cellule mésenchymateuse un peu plus volumineuse que les autres, qui est certainement un ovule en voie de formation : il est facile de trouver tous les passages entre les cellules mésogléennes et les ovules bien formés, aussi il n'y a aucun doute, ceux-ci dérivent de celles-là.

Ch. Gravier (1920) a fait, sur la larve d'un Cérianthaire, le *Dactylactis formosa*, une observation qui vient à l'appui de cette opinion. Il a trouvé à l'intérieur de la mésoglée un très jeune ovule et il est probable que celui-ci a pris naissance aux dépens d'une cellule mésogléenne, mais les gamètes étaient trop peu nombreux et l'état de conservation était insuffisant pour déterminer exactement s'il y avait toutes les formes de transition entre les cellules du mésenchyme et les produits sexuels.

L'accroissement des gamètes femelles se fait sans que j'aie pu voir un cône nutritif analogue à celui qui a été décrit chez les Hexactiniaires; je n'ai jamais non plus observé de phénomènes de phagocytose comme ceux qui ont été rencontrés chez les Hydroïdes, et il n'y a point autour d'eux des cellules spéciales chargées de les nourrir. La seule particularité, facile à constater, est que les cellules glandulaires sont plus volumineuses et plus nombreuses dans la région ovarienne. Ce n'est donc que sous une forme soluble et par osmose, ou sous forme de fines granulations et par les canalicules de la mésoglée, que les substances nutritives peuvent pénétrer à l'intérieur des cellules sexuelles.

Cependant, il convient de remarquer qu'au moment de la maturité il n'y a qu'un petit nombre d'ovules, cinq ou six, dans chaque cloison transversale : ceci montre qu'au cours du développement un certain nombre d'entre eux se résorbent et servent à nourrir leurs frères, de sorte que, bien qu'il n'y ait pas de phagocytose, il existe cependant une sorte de lutte entre les cellules sexuelles : les victorieuses arrivent seules à leur complet développement en se nourrissant aux dépens de leurs congénères.

Lorsque les ovules sont presque mûrs, leur protoplasme, au lieu d'être à peu près homogène comme dans les formes jeunes,

montre une partie périphérique peu épaisse, finement granuleuse, appliquée contre la mésoglée qui lui forme une capsule, et une centrale formée de sphérules transparentes entre lesquelles se trouve un réseau de fines granulations : cette dernière renferme un noyau volumineux à contours irréguliers et pourvu d'un gros nucléole nucléinien. Parfois, cette région centrale montre une zone périphérique, plus claire, en forme de croissant ; je pense que c'est là une altération due aux réactifs fixateurs.

J'ai trouvé ces ovules mûrs dans une colonie qui se trouvait depuis très longtemps dans les résidus de la « Conservation » du laboratoire de Naples, et j'ai pu constater — elle était encore en assez bon état — que les polypes ne présentaient aucune trace de dégénérescence : la seule particularité que j'aie pu observer est que leur cœlentéron contenait de nombreuses cellules amiboïdes, provenant probablement de l'endoderme, dont je ne sais exactement le rôle. Ont-elles pour fonction de faire disparaître les petits ovules et de nourrir ceux qui l'emporteront dans la lutte ? C'est une question à laquelle je ne puis répondre.

Dans la baie de Naples, les colonies ne sont mûres, d'après les renseignements que m'a donnés C. Santarelli, qu'en août et septembre, elles sont alors de très grande taille. Celles que j'ai pu observer en avril et en mai n'avaient que des produits sexuels à peine ébauchés et étaient petites, sauf peut-être celles du *Leiopathes glaberrima* : nous ne connaissons pas, en effet, les dimensions que cette espèce peut atteindre.

Il est vraisemblable d'admettre que ce sont les produits génitaux à peine formés au printemps qui arrivent à maturité pendant les mois les plus chauds de l'année. Peut-on en conclure que la croissance est très rapide et qu'en cinq ou six mois la colonie acquiert une taille souvent considérable, mûrit ses cellules sexuelles, et que leur évacuation entraîne sa mort ? La différence de taille entre les colonies pêchées au printemps et celles recueillies pendant l'été peut tenir à ce qu'elles proviennent de régions où les conditions sont, les unes favorables, les autres défavorables, ou bien à ce que la crois-

sance de certaines espèces est très rapide; il est cependant difficile de croire que ces animaux puissent, en quelques mois, former d'immenses colonies, sécréter une pareille quantité de substance squelettique. Dans tous les cas, il semble probable que, pour les espèces qui vivent dans les grandes profondeurs, où la lumière manque à peu près complètement et où la température ne varie pas, la croissance se fasse d'une façon régulière, uniforme.

Les expériences de marquage sont, il faut le reconnaître, bien difficiles, sur des êtres qui vivent, sur nos côtes, par des fonds d'au moins 80 à 100 mètres; cependant, il ne paraît pas impossible de les tenter. D'autre part, les études du squelette, faites sur les espèces qui habitent dans les régions peu profondes, où les saisons se font nettement sentir, pourront peut-être nous renseigner à cet égard, en nous montrant les zones annuelles de croissance. C'est une question que je me propose d'étudier lorsque j'aurai réuni les matériaux nécessaires. La figure VI, qui est la représentation de la coupe, faite par usure, d'une tige de *Parantipathes larix*, semble indiquer, par ses trois couches concentriques bien marquées, que la colonie était âgée de trois ans; il me paraît nécessaire d'examiner un grand nombre de préparations de ce genre et de les comparer entre elles pour être certain de les bien interpréter.

Brook a signalé, chez les *Schizopathinæ*, un dimorphisme qu'il a retrouvé dans les genres *Bathypathes*, *Pteropathes* et *Taxipathes*, et c'est là pour lui, « probablement, le fait le plus intéressant, qui résulte de l'étude des Antipathaires du Challenger ».

Dans toutes ces formes, les zoïdes seraient dimorphes et pourraient être représentés par la formule :

$$R - S - R - R - S - R - R - S - R$$

R désignant les gonozoïdes et S les gastrozoïdes.

Chaque zoïde porterait deux tentacules : les gastrozoïdes auraient une bouche, un actinopharynx et dix mésentères, tandis que les gonozoïdes seraient dépourvus de bouche, d'actinopharynx et contiendraient un seul mésentère transversal.

Comme le fait remarquer **Brook**, ce dimorphisme n'est pas comparable à celui que l'on observe chez beaucoup de Cnidaïres où il résulte de la transformation d'individus qui se sont spécialisés dans une fonction déterminée. Ici, le zoïde primitif paraît se diviser en trois parties : une centrale chargée de la nutrition et deux latérales contenant les organes de la reproduction.

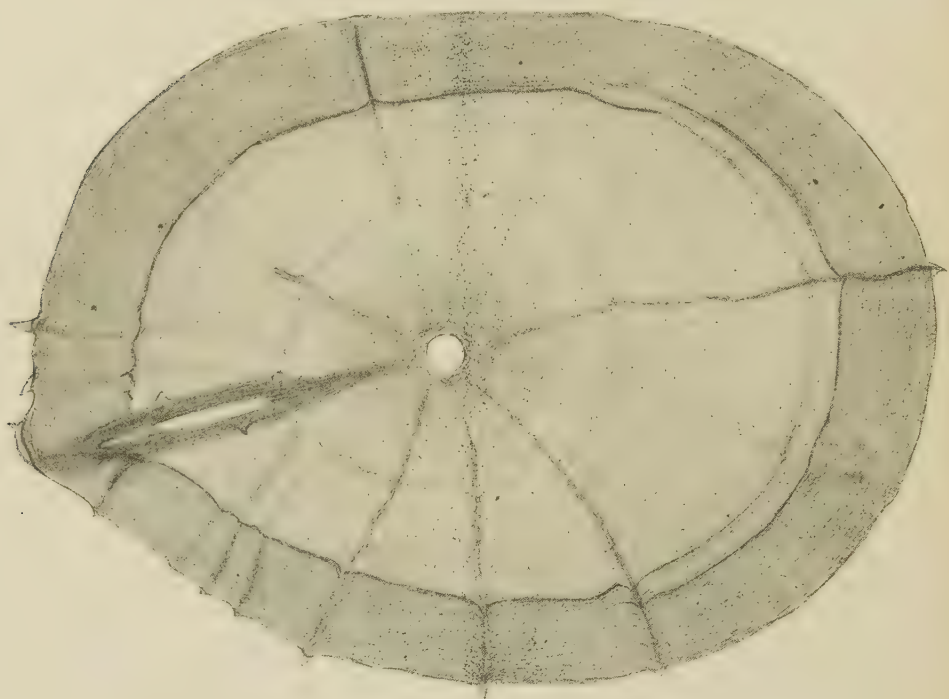


Fig. VI. — *Parantipathes larix* : coupe transversale d'une tige. G. : 40/1.

Dans les *Schizopathes*, les gonozoïdes, dit **Brook**, sont séparés des gastrozoïdes par des septa aussi bien développés, aussi complets que ceux qui existent entre deux gonozoïdes voisins.

Dans le genre *Bathypathes*, il y a, entre les polypes, avant leur différenciation, un intervalle considérable, de sorte qu'il existe, là, un véritable sarcosome et les gonozoïdes sont beaucoup mieux distincts les uns des autres qu'ils ne le sont des gastrozoïdes.

Enfin, dans les *Pteropathes*, la disposition est la même que

dans les *Bathypathes* avec cette différence que les septa de mésoglée sont moins parfaits.

Si l'on admettait ce dimorphisme, il faudrait encore ajouter que les deux sortes d'individus diffèrent encore les uns des autres par l'absence ou la présence d'entéroïdes : ces organes manquent, en effet, dans les gastrozoïdes, et il paraît invraisemblable que des zoïdes spécialisés pour la fonction de nutrition en soient dépourvus. De plus, il y a contradiction entre la figure de **Brook**, où deux mésentères latéraux sont représentés dans chaque gonozoïde, et son texte que je traduis mot à mot : « apparemment seulement, un mésentère est présent dans chaque gonozoïde où il occupe l'axe transversal, et il doit probablement être regardé comme homologue de la partie distale du mésentère transversal des *Parantipathes* ».

La figure de **Brook** n'est nullement convaincante pour un naturaliste qui s'est adonné à l'étude de ce groupe; il saute aux yeux que ce n'est qu'un schéma et il n'a pas été justifié par une représentation exacte dans les planches de son travail.

Le grand développement des œufs dont la masse remplit toute la cavité du prétendu gonozoïde et dont chacun est entouré, contrairement à ce que pense le naturaliste anglais, par une couche de mésoglée, fait que celle-ci décrit de nombreux replis, de nombreuses sinuosités dont l'une a été prise pour un septum.

La colonie à peu près mûre du *Parantipathes larix*, trouvée dans la « Conservation » de Naples, montre (fig. VII) des individus qui paraissent bien, à première vue, divisés en trois parties et qui simulent un dimorphisme mieux marqué que celui représenté par **Brook**, mais il ne m'a pas été possible, ni sur les individus montés *in toto*, après coloration, dans le baume de Canada, ni sur les coupes, de voir des septa réguliers séparant les gastrozoïdes des gonozoïdes.

De plus, j'ai pu constater que, dans cette espèce, il existe bien un seul mésentère transversal dans les parties latérales. Toutefois, le grand développement des ovules lui fait décrire de si nombreux replis qu'il est impossible de le représenter sur une coupe verticale parallèle à l'axe; il est cependant certain

que ce mésentère est complet, je veux dire par là qu'il s'étend sur tout le diamètre transversal du prétendu gonozoïde, qu'il va, en décrivant un certain nombre de circonvolutions, de sa droite à sa gauche.

Il ressort de tout ceci que les changements de forme des polypes décrits par Brook chez les *Schizopathes*, *Bathypathes*, *Pteropathes*, *Taxipathes* et ceux que j'ai observés dans le *Parantipathes larix* ne doivent pas être considérés comme des cas de dimorphisme : ce ne sont que des déformations, sans

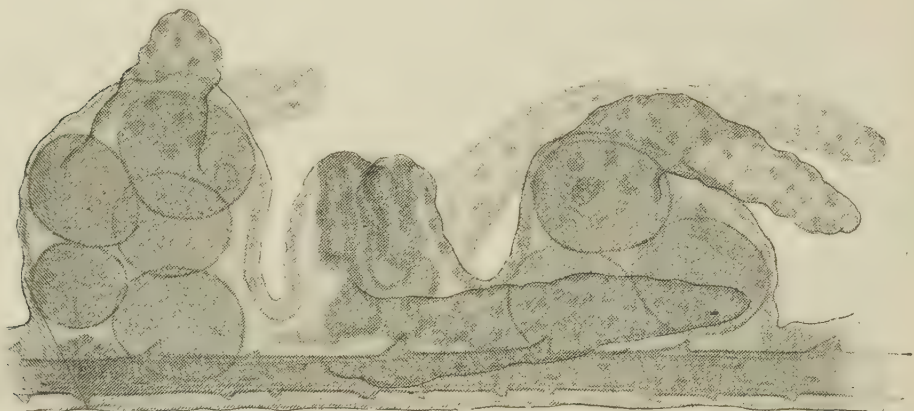


Fig. VII. — *Parantipathes larix* : polype renfermant des œufs mûrs. G. : 50/1.

douté temporaires, dues au gonflement des parties latérales sous la poussée produite par le développement de volumineux ovules.

Une colonie de *Leiopathes glaberrima* m'a permis d'étudier les premiers stades du développement des gamètes mâles.

Les coupes sériées pratiquées dans les polypes de cette espèce montrent de nombreux nids de spermatogonies situés, comme toujours, dans les cloisons latérales. J'ai pu constater qu'il existe, comme pour les colonies femelles, toutes les formes de transition entre les éléments mâles et les cellules mésogléennes. Celles-ci commencent d'abord par augmenter de taille et, en même temps, leurs noyaux deviennent moins chromophiles, toute ou à peu près toute la chromatine se con-

densant en un karyosone ou nucléole nucléinien; par contre, leur protoplasme se charge de granulations très sidérophiles (Pl. XV, fig. 6). Elles se multiplient par division indirecte et forment des amas plus ou moins volumineux, séparés les uns des autres, le long des cloisons latérales, amas qui sont toujours entourés par une mince lamelle de mésoglée. Or, il arrive que, par suite de la façon dont elles ont été coupées, elles paraissent plongées dans l'endoderme, ce qui, très probablement, a fait dire aux auteurs qu'elles dérivait de ce feuillet. Cependant, un examen attentif permet toujours de voir une mince lamelle de mésoglée autour des cellules sexuelles et il est également facile de constater que ces amas ne sont pas isolés dans l'endoderme, mais rattachés à la lamelle de soutien. Ici, comme dans les colonies femelles, il y a lieu de remarquer que les glandes endodermiques à grosses granulations fuchsinophiles sont toujours beaucoup plus abondantes dans la région des cloisons latérales, où se trouvent les nids de spermatogonies, que partout ailleurs, aussi me paraît-il vraisemblable d'admettre que leur développement est en rapport avec la croissance des cellules sexuelles.

Il ne m'a pas été possible, faute de matériel, de suivre le développement des spermatozoïdes; j'ai seulement pu voir les noyaux des spermatogonies ou des spermatocytes se disposer à la surface (Pl. XV, fig. 5), tandis que le centre n'était occupé que par une masse protoplasmique, sans doute résiduelle.

Comme les figures mitotiques ne sont pas très nombreuses, je me suis demandé si la multiplication de ces cellules se faisait uniquement par voie indirecte. Je ne puis me prononcer sur ce point : mais le fait que les cellules mésogléennes se multiplient amitotiquement montre qu'au moins avant leur différenciation les gamètes peuvent se reproduire par voie directe.

Il est bien connu que, chez beaucoup d'animaux, les cellules sexuelles peuvent être distinguées des cellules somatiques à un stade très précoce du développement. Il ne semble pas qu'il puisse en être ainsi chez les Cœlentérés, du moins chez ceux où la régénération permet d'obtenir un nouvel individu avec un fragment quelconque du parent. Dans ce groupe, les éléments

sont encore si peu différenciés qu'il est certain que des cellules quelconques du mésenchyme peuvent se transformer, dans des conditions qui nous sont inconnues, en gamètes.

Ces observations nous montrent que *les cellules sexuelles chez les Cnidaïres, comme chez tous les Métazoaires, dérivent du mésoderme, soit de sa zone externe, soit de sa partie interne, soit encore de sa région moyenne, c'est-à-dire des cellules contenues dans la mésoglée, lorsque celle-ci en est pourvue, et c'est le cas des deux espèces d'Antipathaires que j'ai pu étudier.*

Ceci explique aisément toutes les contradictions, ou plutôt les apparences de contradictions, qui semblaient résulter des recherches faites sur les Cœlentérés, à propos de l'origine des gamètes, et notamment celles de van Pesch sur le *Stichopathes variabilis*.

D'autre part, il a été observé que les ovules possèdent souvent, au début de leur développement, des mouvements amiboïdes qui leur permettent de se rendre, des points où ils ont pris naissance, dans les bourgeons sexuels, c'est là encore un des caractères des cellules mésenchymateuses.

Les faits que je viens d'exposer et dont l'interprétation me paraît si rationnelle n'ont été soupçonnés par aucun auteur, sauf O. Maas (1897). Ce dernier, en étudiant les Périphyllides, a reconnu que les cellules génitales ne sont pas de provenance endodermique, bien que situées dans la partie profonde de ce feuillet, et, puisque l'on n'assiste jamais à la transformation des cellules de l'endoderme en gamètes, il faut admettre, dit-il, qu'elles ont une origine embryogénique indépendante.

La ponte des Antipathaires n'a été observée qu'une seule fois au Laboratoire maritime de Banyuls où la pureté de l'eau permet de conserver les animaux les plus fragiles. Malheureusement, l'étude n'en a pas été faite : il eût été intéressant de rechercher s'ils avaient été fécondés, par suite si la fécondation est interne. Dans le cas contraire, les colonies étant dioïques, il n'y avait qu'à tenter une fécondation chimique ou par piqûre : les Antipathaires sont des animaux trop difficiles à récolter, pour que l'on puisse espérer avoir la chance de

recueillir en même temps deux colonies mûres, l'une mâle, l'autre femelle. Contrairement à ce qui se passe habituellement chez les Anthozoaires, les œufs ne peuvent être évacués que par rupture des parois du polype et nous devons nous demander si ces parties sont ensuite régénérées ou si la colonie meurt après la ponte. Nous ne possédons sur ce sujet qu'une observation très intéressante due à **C. Forster Cooper**.

En étudiant une collection rapportée de l'Océan Indien, ce naturaliste a trouvé plusieurs colonies mûres de *Bathypathes patula* : les polypes étaient divisés en trois parties, auxquelles il donne, avec **Brook**, les noms de gastrozoïdes et de gonozoïdes. Il a constaté que, lorsque les œufs sont bien formés, les gastrozoïdes sont en voie de dégénérescence, et que, au moment où la maturité s'achève, ils disparaissent : les gonozoïdes se présentent alors sous l'aspect de deux masses remplies d'œufs, les tentacules ayant disparu. Ces amas d'œufs seraient eux-mêmes doubles, parfois triples, par suite du fait que deux, quelquefois trois, branches s'accolent l'une à l'autre sur une portion plus ou moins considérable de leur longueur. Il y aurait concrescence « accompanied by a good deal of breaking down of tissue elements » et l'auteur s'est demandé si elle était accidentelle ou habituelle. Puisque les colonies sont dioïques, on n'en voit guère l'utilité et il est permis de penser que c'est là un fait accidentel. Il semble, ajoute **C. Forster Cooper**, que les œufs soient, à maturité, mis en liberté par rupture de la paroi du polype et que la colonie, selon toute probabilité, meure.

L'observation de **C. Forster Cooper** ne permet pas de conclure que les colonies meurent toujours après la ponte. Il est possible que la mort des vieilles colonies se produise après l'évacuation des produits sexuels, mais celle-ci ne semble point en être toujours la cause, puisque les polypes mûrs du *Parantipathes larix* que j'ai pu observer ne présentaient aucune trace de dégénérescence.

CHAPITRE V

FORMATION DU POLYPIER

Brook a, le premier, bien observé l'axe squelettique des Antipathaires : sa courte description est meilleure que celles des auteurs qui l'ont suivi. Il reconnaît qu'il n'a pas étudié à fond la question de son origine et, évidemment influencé par les travaux de von Kock sur les Gorgones, il admet que l'épithélium axial a une origine ectodermique ; il fonde cette opinion sur ce fait que, dans le *Schizopathes crassa*, un plissement de l'ectoderme lui a semblé une invagination de ce feuillet refoulant la mésoglée et l'endoderme à l'intérieur de la cavité gastro-vasculaire.

Roule n'a fait aucune observation sur l'origine du squelette ; il se livre à des considérations théoriques, qui le conduisent à répéter, après von Kock et Brook, « que le polypier des Antipathaires est sécrété par l'ectoderme à la manière de celui des Gorgonidés ».

Van Pesch accepte également cette opinion. Il a recherché avec soin l'invagination ectodermique dont il donne une figure peu probante, tirée de l'étude du *Stichopathes variabilis* van Pesch. De plus, comme, dans certains cas, il n'a pas trouvé trace de cette pénétration du feuillet externe ; il pense, notamment pour l'*Aphanipathes indistincta*, qu'elle s'est produite à l'extrême pointe de la colonie. Il semble bien, toutefois, que cet auteur ne soit pas fermement convaincu qu'il y ait un plissement ectodermique, puisqu'il dit : « There are a few microscopical indications, or none at all, of the longitudinal groove, which often may be found along the back of the axis at the macroscopical examination ; *Schizopathes affinis* and *Bathypathes patula* show a groove with thinner ectoderm and mesoglea in the bodywall opposite the connecting septum, while also but problematically, an invagination opening is found between the doubled connecting-septum in *Schizopathes affinis*. »

Suivant le savant hollandais, l'ectoderme, après la fermeture de l'invagination, se désagrègerait et sécréterait une matière incolore cornée, qui formerait avec lui une masse embrouillée, puis les cellules sécrétrices se disposeraient de façon à donner un épithélium cubique, tandis que l'axe prendrait une forme régulière et qu'apparaîtrait, en son milieu, une large lumière.

Il est facile de faire ressortir les contradictions que contient la citation ci-dessus. Tout d'abord, il y a lieu d'être surpris que le sillon longitudinal, reste de l'invagination, que l'on trouve souvent le long de l'axe à un examen macroscopique, ne puisse presque jamais être observé sur les coupes. Il est encore plus surprenant que l'auteur ait pu trouver l'ouverture de l'invagination qui existe entre le double septum, puisqu'elle est problématique. Une interprétation ne doit être présentée que comme une hypothèse lorsque aucune observation précise ne peut être invoquée à son appui.

Mes observations vont montrer que **Brook, Roule et van Pesch** se sont laissé à tort influencer par les idées émises par **von Koch**, dont ils auraient dû cependant se défier, car le savant allemand n'a donné pour les établir que de mauvaises figures, ou plutôt de simples schémas, qui sont loin d'entraîner la conviction.

Van Pesch a signalé que l'invagination (?) peut se produire soit à l'extrême pointe de la colonie (*Aphanipathes indistincta*), soit à quelque distance au sommet (9 μ dans l'*Euantipathes dichotoma*, 7,5 μ dans le *Stichopathes variabilis*) et alors elle aurait lieu suivant une ligne diamétralement opposée à la bouche.

L'axe peut en effet atteindre ou non l'extrémité des branches, mais ces deux dispositions ne sont point caractéristiques des espèces, comme semble le croire **van Pesch** : la même colonie les montrant de façon très nette sur deux pinnules voisines.

Je commencerai par décrire une série de coupes verticales perpendiculaires à l'axe, pratiquées à l'extrémité d'une pinnule du *Parantipathes larix*.

Ces préparations m'ont permis d'observer la formation du polypier et aussi quelques détails de structure grâce à une bonne fixation par le liquide de Bouin-Hollande.

Tout à fait au bout de la branchette, on trouve d'abord l'ectoderme avec ses caractères habituels (Pl. XVII, fig. 1, 2, 3) : couche épithélio-musculaire superficielle et couche nerveuse profonde. Les cellules de la première n'ont pas encore acquis un degré de différenciation bien avancé. La plupart sont allongées en forme de bouteille à col effilé, dont la partie libre s'étale pour constituer la surface du feuillet, en même temps qu'elle se recouvre de cils vibratiles. La région renflée, renfermant le noyau, est située au voisinage de la couche nerveuse, elle semble se prolonger jusqu'à la mésoglée et il est probable que la partie qui touche la lamelle de soutien contient de fines fibrilles musculaires, incomplètement différenciées.

L'ectoderme renferme déjà de petites batteries, qui se présentent comme des proéminences à peine marquées contenant deux ou trois spirocystes et quelques petits cnidoblastes, à corps axial allongé. Ce feuillet renferme aussi, isolés, quelques grands cnidoblastes à corps axial court, en forme de dard acéré.

La couche nerveuse très nette est formée par de fines fibrilles et aussi quelques cellules nerveuses multipolaires.

Enfin, dans la partie profonde du feuillet, au-dessous de la couche nerveuse, on observe, ainsi que dans la mésoglée, des cellules mésenchymateuses étoilées à noyaux très chromophiles, à protoplasme peu abondant, dont l'une des fonctions est de sécréter la lamelle de soutien. Elles se trouvent également dans la partie profonde de l'endoderme et, là encore, elles se distinguent aisément des cellules épithéliales de ce feuillet dont les noyaux sont plus volumineux et moins riches en chromatine.

Dans toute cette région, on observe souvent, à la surface de l'ectoderme, de nombreuses figures karyokinétiques et ce sont les cellules épithélio-musculaires qui les présentent, après avoir condensé leur protoplasme dans la région périphérique où émigre le noyau.

J'ai pu également observer une division indirecte dans un élément situé au milieu de la couche nerveuse, et je pense que c'est là une cellule nerveuse multipolaire. Par contre, dans la partie terminale de la pinnule, l'endoderme n'a jamais montré de mitoses, mais ses cellules contiennent souvent des

noyaux allongés un peu étranglés en leur milieu, de sorte qu'il est à peu près sûr que leur multiplication se fait par voie directe. Il en résulterait que les cellules épithélio-musculaires endodermiques pourraient montrer les deux modes de division, mitotique et amitotique.

Nous trouvons donc dans toute cette région les trois feuillets bien caractérisés et, au centre, un prolongement de la cavité gastrovasculaire; nous voyons par suite que le squelette ne s'étend pas jusqu'au bout de la ramification.

A 132 μ de l'extrême pointe de la branchette commence à se montrer, à l'intérieur de la cavité gastrovasculaire, un massif de cellules complètement indépendant des couches externes que nous venons de décrire. Ce massif est d'abord constitué par des éléments endodermiques avec de nombreuses glandes à mucus, renfermant les unes de fines granulations, les autres une masse floconneuse. Un peu plus loin (Pl. XVII, fig. 4), au centre de l'endoderme, apparaît la mésoglée, logée dans un réseau mésenchymateux qui contient quelques cellules. Immédiatement en arrière de cette mince lame de mésoglée, la coupe (Pl. XX, fig. 14)¹ ne montre qu'un anneau de cette substance dont la partie centrale renferme des cellules de forme irrégulière, à prolongements courts, évidemment douées de mouvements amiboïdes qui commencent déjà à présenter les caractères que nous trouverons mieux marqués dans l'épithélium sécrèteur. Leur protoplasme se charge de granulations foncées, et prend l'aspect d'un fin réseau alors que le contour de leur noyau perd peu à peu sa netteté. Ce sont des cellules formatrices du polypier, c'est en effet au milieu d'elles qu'il se montre 6 μ plus loin. Il apparaît (Pl. XVII, fig. 5) sous l'aspect d'une masse irrégulière en partie accolée à la mésoglée dont on le distingue facilement, car il est moins homogène, finement réticulé et se colore en jaune rougeâtre par le Van Gieson.

Les cellules sécrétrices présentent un peu plus loin une structure mieux caractérisée et, en même temps, elles tendent

1. Sur cette figure, de même que sur celles numérotées 5 et 6 dans la Planche XVII et 5 dans la Planche XVIII, la masse des tissus axiaux a seule été représentée.

à se disposer autour de l'axe en un épithélium cubique, en l'enveloppant complètement de façon à le séparer de la mésoglée (Pl. XVII, fig. 6).

L'on voit que la première ébauche du polypier est pleine, que le squelette n'est pas, comme l'a prétendu Roule, sécrété d'emblée avec la structure creuse qu'il aurait, selon cet auteur, dans les parties plus âgées de la colonie.

A peu de distance en arrière, l'axe de la branchette est complètement séparé de la mésoglée (Pl. XVII, fig. 7). Les cellules qui le sécrètent sont devenues cylindriques et lui forment un manchon continu; leurs parties internes (Pl. XVIII, fig. 5), d'abord plus sombres, prennent peu à peu une coloration foncée puis deviennent noires au contact du polypier dont la couche la plus externe se confond avec elles. Ces éléments paraissent se transformer rapidement en substance cornée et leurs noyaux disparaissent après en avoir donné d'autres : cette division a lieu généralement dans la partie la plus externe.

L'endoderme axial ne présente rien de particulier : il est cilié, contient, comme l'externe, de grandes cellules à mucus, appliquées le plus souvent contre la mésoglée par une plus ou moins grande surface de leur base; elles sont comme toujours formées aux dépens du mésenchyme. Ceci apparaît nettement, non pas seulement à cause de leur situation, mais surtout à cause de la structure de leurs noyaux, toujours plus petits, plus chromophiles que ceux des noyaux endodermiques et qui, dans les glandes jeunes, présentent les mêmes caractères que ceux des cellules mésenchymateuses.

Le manchon de tissus externes, qui entoure, sans avoir de relations avec elle, la masse centrale, montre la structure habituelle : l'endoderme, puis le mésenchyme contenant la mésoglée externe et enfin l'ectoderme. Ce dernier feuillet a déjà ses éléments assez bien différenciés : ses cellules épithélio-musculaires, nettement ciliées, se terminent au contact de la mésoglée par une partie un peu renflée, encastrée dans sa substance, qui contient la fibrille basilaire, toujours fortement colorée par l'hématoxyline au fer. Cette fibrille se continue dans le corps cellulaire, mais là, elle se colore d'une façon moins intense, et

renferme, au moins à sa base, de fines granulations disposées à peu près régulièrement, qui font que leur structure paraît déjà hétérogène. Parfois, les cellules se terminent sur des proéminences effilées de la mésoglée.

Le sarcosome contient encore des batteries avec quelques cellules ganglionnaires reconnaissables à leur forme et à leurs noyaux arrondis assez volumineux; enfin, on peut distinguer quelques cellules sensibles, qui ne vont pas jusqu'à la mésoglée, et dont la base se résout en un réseau de fibrilles dans la couche nerveuse. Il ne me paraît pas douteux que ce soient là des cellules épithélio-musculaires spécialisées.

Il est facile de constater, lorsque l'on s'éloigne du bout de la branche, que les cellules sécrétrices du polypier ne sont pas perpendiculaires à l'axe, mais dirigées obliquement vers le dedans et vers l'extrémité, et que les cellules profondes sont emboîtées comme des cônes entre deux cellules superficielles. Ceci est à rapprocher de la disposition qu'affectent les calicoblastes chez les Hexacoralliaires, mais ils sont obliques vers le haut et le dehors tandis que, chez les Antipathaires, les cellules sécrétantes sont obliques vers le haut ou l'extrémité de la branche et le dedans (Pl. XVIII, fig. 1).

Enfin, la masse interne va, à 432 μ de l'extrémité, c'est-à-dire à environ 320 μ de la pointe de l'axe, se souder à l'externe, et nous aurons la structure bien connue, décrite par Brook, avec cette différence que l'épithélium sécréteur est encore très développé. Ce n'est qu'au delà de 700 μ de la pointe qu'il devient cubique, puis, peu à peu, pavimenteux.

En résumé, nous voyons que lorsque l'on suit la branchette, non pas, comme nous venons de le faire, de sa pointe vers sa base, mais en sens inverse, on constate que le squelette, avec les tissus qui l'entourent, commence d'abord par se séparer de l'enveloppe externe par suite de la non-formation du septum longitudinal ou, plus exactement, parce qu'il y a un retard dans sa formation. Puis, peu à peu, l'épithélium sécréteur disparaît et le squelette, à son extrémité, est soudé à la mésoglée axiale. Celle-ci, finalement, existe seule et elle est entourée par le mésenchymè et l'endoderme.

Ceci démontre une fois de plus que la mésoglée ne peut être ici formée à la fois par l'ectoderme et l'endoderme, mais qu'elle est bien, comme je l'ai déjà démontré, produite par les cellules mésenchymateuses. L'on voit de plus que ce sont ces dernières qui, en se métamorphosant, deviennent les cellules formatrices du polypier. L'ectoderme n'y prend aucune part : il n'y a point d'invagination de ce feuillet qui, pénétrant dans la cavité gastrovasculaire, entraîne le mésenchyme et l'endoderme.

La formation du squelette présente quelques variantes, et je me propose maintenant d'en faire connaître les principales.

Lorsque l'axe s'étend jusqu'à l'extrémité de la branche, les premières coupes sont assez difficiles à interpréter, et cela pour deux raisons : la première est que les tissus internes et externes sont, au contact les uns des autres et plus ou moins fusionnés ; la seconde tient à ce qu'ils sont incomplètement différenciés.

Les premières coupes montrent encore l'ectoderme, puis la mésoglée qui le tapisse sans solution de continuité, de sorte qu'il n'y a pas d'invagination du feuillet externe. Bientôt après, la lame de mésoglée est doublée par le mésenchyme et l'endoderme sur toute sa surface ; mais, en un point, le feuillet moyen a proliféré en repoussant l'interne de sorte que la cavité gastrovasculaire se trouve presque complètement obstruée. Les coupes étant obliques, le massif interne paraît plus volumineux qu'il n'est en réalité. La mésoglée axiale va se différencier au sein de ce massif mésodermique (Pl. XVIII, fig. 2) et se souder presque aussitôt à la lamelle de soutien de la paroi du corps. En même temps, l'axe se montre à son intérieur et semble, au premier abord, n'être que sa partie interne modifiée. En réalité, l'axe est sécrété par des cellules situées un peu plus en arrière et dont on trouve quelques prolongements autour de lui ; il s'y ajoute en outre, comme on le voit plus nettement sur d'autres séries de préparations, quelques cellules venues de l'intérieur de la mésoglée ou de sa surface. Dans les préparations colorées par l'hémalum et l'éosine, le

squelette se distingue nettement parce qu'il est éosinophile tandis que la mésoglée est fortement colorée par l'hémalun.

Dans les coupes suivantes, l'axe est entouré par les cellules sécrétrices qui se disposent en un épithélium cylindrique et nous avons alors la structure normale. Mais bientôt, le septum de mésoglée qui unissait les deux massifs disparaît, et ceux-ci ne sont réunis que par une traînée de mésenchyme. Ce dernier trait d'union manque lui-même un peu plus loin, si bien que les deux massifs interne et externe n'auront plus, sur une certaine longueur, aucun lien l'un avec l'autre (Pl. XVIII, fig. 3).

Je ne puis préciser à quelle distance de l'extrémité se fait à nouveau la réunion des deux parties, car un certain nombre de coupes ont été déchirées, mais c'est à plus de 350 μ de la pointe de la branche.

Ce cas est en définitive presque semblable au précédent, avec cette seule différence que la masse cellulaire interne est, à son extrémité, reliée à l'externe.

L'*Antipathella subpinnata* m'a permis de constater que, à l'extrémité d'une branche, en arrière de l'ectoderme et du mésenchyme renfermant la mésoglée, se trouvait un massif de cellules endodermiques et mésodermiques plus ou moins mélangées. Le squelette apparaît (Pl. XX, fig. 8) au milieu des cellules irrégulières du mésenchyme. Il se présente sous l'aspect d'une masse compacte, renfermant un réseau extrêmement fin, et légèrement excentrique. Ses contours d'abord vagues se confondent quelque peu avec les cellules qui l'entourent et qui l'ont sécrété, mais rapidement ils deviennent nets. Parmi les cellules environnantes, la majeure partie des éléments mésodermiques se dispose autour du squelette pour former l'épithélium sécréteur (Pl. XX, fig. 9) et celui-ci se sépare par une lamelle de mésoglée des cellules internes dont les unes vont la recouvrir d'une couche continue et compléteront les tissus axiaux, tandis que les autres se disposeront le long de la lamelle de soutien de la paroi du corps. Le septum disparaît ensuite et ne commence à se montrer qu'assez loin en arrière (Pl. XVIII, fig. 4), alors que les tissus sont déjà bien différenciés et que l'endoderme interne flagellé contient de

nombreuses glandes à mucus et des cnidoblastes. Cette figure, en même temps que la formation d'une épine, nous permet de constater que les cellules de l'épithélium sécréteur se multiplient parfois par division indirecte. Dans l'ectoderme, les fibrilles musculaires ne sont pas encore bien distinctes.

Cet exemple se distingue des précédents en ce que la substance de soutien ne recouvre pas l'axe dans toute sa longueur; celui-ci à son extrémité, n'est entouré que d'une couche de cellules mésenchymateuses.

Enfin, je citerai encore un quatrième cas, celui d'une branchette dont le revêtement endodermique interne arrivait presque jusqu'à l'externe. La mésoglée axiale est ensuite apparue et en son milieu (Pl. XVII, fig. 8) s'est montré le squelette.

Le *Leiopathes glaberrima* m'a montré les mêmes faits, mais ici, à cause de la grande épaisseur du squelette, il est impossible d'avoir des séries de coupes complètes.

L'on voit que, malgré quelques variantes, l'origine du squelette est toujours la même et elle nous fait assister à un cas intéressant de transformation des cellules mésenchymateuses. Nous les voyons changer de forme, de structure, parfois aussi de mode de division, et donner d'abord un épithélium simple, puis un épithélium stratifié, dans toute la région où la sécrétion du polypier est très active; enfin, l'accroissement du squelette se réduisant beaucoup, nous avons de nouveau transformation en épithélium simple.

Il ressort de cette étude :

1° Qu'il n'y a jamais invagination ou prolifération de l'ectoderme, soit à l'extrémité de la colonie ou des branches, soit à quelque distance en arrière, puisque la mésoglée qui le double est partout continue;

2° Que la première ébauche du squelette est toujours pleine, il n'est donc pas, comme l'a prétendu Roule, sécrété d'emblée avec une structure creuse;

3° Que l'épithélium sécréteur est formé par des cellules mésenchymateuses, disposées de telle sorte qu'elles sont obliques vers l'intérieur et vers l'extrémité de la pinnule, cellules qui

proviennent en partie de la multiplication de celles situées plus près de la base, en partie, d'éléments nouveaux émigrés de l'intérieur du feuillet moyen.

L'origine du squelette des Anthozoaires a été le sujet des mêmes discussions que celle des cellules sexuelles. Les uns, le plus grand nombre, l'ont fait dériver de l'ectoderme, les autres de l'endoderme : si les controverses ont été moins vives, et ceux qui y ont pris part moins nombreux, cela tient à la difficulté du sujet, à l'impossibilité, le plus souvent, de faire des coupes dans ces formations.

Il me paraît encore ici que tous les cas s'expliquent aisément par ce fait que les cellules sécrétrices ne sont pas, comme cela a été dit toujours sans preuves, émigrées des feuillets primordiaux, mais des éléments du mésenchyme et que, par suite, *chez tous, le squelette interne est d'origine mésodermique.*

CHAPITRE VI

CELLULES URTICANTES

Avant de commencer l'étude détaillée des cellules urticantes, il est nécessaire de s'entendre sur les dénominations de leurs diverses parties.

La cellule urticante, ou *cnidoblaste* ou *nématoblaste*, est formée par une masse souvent irrégulière de protoplasme renfermant le noyau, surmontée par l'appareil urticant ou *capsule*. Celle-ci n'est constituée dans les formes les plus simples que par une *vésicule urticante* ou *nématocyste*, et un *filament urticant* fermé à sa partie terminale qui se dévaginera au moment de l'explosion. Souvent, la capsule se complique du fait qu'à l'intérieur de la vésicule urticante se trouve une seconde poche, l'*ampoule* fermée par l'*opercule*. A l'intérieur de l'ampoule et fixé à sa base se trouve un corps allongé, le *bâtonnet axial* ou *corps axial*, d'où part le filament urticant enroulé en spirale dans la vésicule urticante. Iwanzoff (1896) ne figure habituellement pas d'ampoule autour du corps axial, et lorsque celle-ci est représentée,

elle contient, non ce corps, mais de grandes épines (*Pennaria Cavolini* Ehrbg).

En même temps que les cnidoblastes vrais, on trouve, chez beaucoup de Cœlentérés, d'autres cellules urticantes, les *spirocystes*, caractérisées par une capsule dont le filament urticant, fixé à sa partie inférieure, ne se dévagine pas, mais sort simplement par la partie terminale.

Le terme nématocyste prête à confusion, car il a été employé pour désigner tantôt toute la cellule, tantôt la capsule seule (le plus souvent), tantôt enfin le filament urticant.

Il n'y a pas lieu ici de parler du *cnidocil*, puisque cette partie manque dans les cnidoblastes des Antipathaires, ni du prolongement nerveux qui n'existe pas dans les espèces que j'ai étudiées.

Je décrirai d'abord les *spirocystes* qui sont les cellules urticantes les plus simples, puis de grands cnidoblastes fuchsiophiles à corps axial relativement court, terminé par une pointe acérée, que l'on trouve, presque toujours isolés, dans l'ectoderme, l'actinopharynx et surtout dans la partie différenciée des entéroïdes. Leur taille relativement grande m'a permis de mieux les observer et, d'autre part, cette variété n'a été décrite par aucun des auteurs qui se sont occupés des Antipathaires.

Comme je l'ai déjà dit, je les ai observés, avec quelques variantes, dans les trois espèces que j'ai pu me procurer, mais ils existent, aussi, à peu près certainement, dans beaucoup d'autres.

Spirocystes. — Ces cellules urticantes ont été étudiées depuis longtemps par Bedot (1886 et 1896). Cet auteur les a représentées avec un noyau situé tantôt sur le côté de la capsule, tantôt au-dessous d'elle (fig. 6 et 9 de son mémoire, 1896).

Chez les Antipathaires, le noyau occupe toujours cette dernière position (Pl. XVI, fig. 5, 6 et 7). On observe bien parfois, surtout dans les dissociations, un amas ovalaire situé à mi-hauteur de la capsule, le long de la paroi, mais c'est là un amas résiduel. Le protoplasme, dans les cellules qui ont presque atteint leur maturité, forme une masse assez irrégulière, reliée

à la capsule par une partie rétrécie; il contient, à côté du noyau (Pl. XVI, fig. 5 et 6) un corpuscule arrondi que l'on voit aisément lorsque la cellule est à l'état de repos, lorsqu'elle ne sécrète pas de substance toxique. Ce corpuscule est coloré en noir intense dans les préparations à l'hématoxyline ferrique, et en rouge vif dans celles faites à l'hémalum-éosine-orange. De plus, il est souvent entouré d'une masse de protoplasme plus clair. Il est difficile de se prononcer sur sa nature; je ne crois pas, à cause de sa taille relativement grande et de la façon dont il se colore, que ce soit là un centrosome; je serais tenté plutôt de le considérer comme un centre de sécrétion, comparable au pyrénoïde des cellules végétales.

Lorsque la cellule est en activité, son protoplasme contient un filament contourné, assez volumineux, d'un calibre variable, qui s'amincit à la partie supérieure, forme une spirale irrégulière, dans le pédoncule (Pl. XVI, fig. 5 et 7) et se continue par le filament urticant lisse et de même diamètre dans toute sa longueur.

La capsule, parfaitement transparente, présente parfois, à sa partie supérieure, un rétrécissement surmonté par une sorte de cupule. L'opercule que nous trouverons dans les vrais cnidoblastes paraît parfois manquer, de sorte que je me demande si, à maturité, elle n'est pas ouverte.

Dans les formes jeunes, le filament spiral se trouve, au milieu de la capsule, dans une gaine, que l'on doit considérer comme l'ampoule. Celle-ci, dans la suite du développement, s'appliquera contre la paroi de la capsule, de sorte que la vésicule urticante proprement dite disparaît dans le spirocyste complètement formé : la logette du filament urticant doit donc être homologuée à l'ampoule. Iwanzoff (1896) a figuré à la partie supérieure des spirocystes une petite calotte portant des poils courts. Ceci n'a pas été vu par les autres auteurs et n'existe certainement pas chez les Antipathaires. Je pense que cette calotte ciliée n'est que la partie supérieure d'une cellule sensitive accolée au cnidoblaste et détachée en même temps que lui, au moment de la dissociation.

Grands cnidoblastes à corps axial en forme de dard acéré. — La description suivante s'applique surtout à ceux du *Paranti-*

pathes larix qui, plus volumineux, se prêtent mieux à l'observation. Lorsqu'elle est complètement développée, la cellule a acquis une longueur beaucoup plus grande que l'épaisseur de l'ectoderme, aussi son corps se replie-t-il comme l'indique la figure 7 (Planche XVIII). Le cnidoblaste, un peu plus volumineux dans sa partie externe, atteint la mésoglée en se rétrécissant progressivement et se termine à son contact par un renflement qui s'étale sur la lamelle de soutien. Certains auteurs ont appelé *pédoncule*, ou *cnidopode*, ce prolongement effilé; ici, la cellule se rétrécissant progressivement, le terme de pédoncule ne peut être employé, mais on pourrait désigner la partie terminale, renflée et aplatie, sous le nom de cnidopode. Celui-ci ne se voit pas sur les cnidoblastes isolés : sans doute parce qu'il change de forme au moment où a lieu leur séparation. Le protoplasme, avant la métamorphose complète de la cellule, présente autour du noyau des filaments irréguliers, formant un vague réseau et cette structure, qui se retrouve aussi dans les autres variétés (Pl. XXI, fig. 12 et 13), paraît être homologue du cordon pelotonné des spirocystes. Le protoplasme présente une autre différenciation remarquable, assez facile à observer; il montre (Pl. XIV, fig. 5 et 7 et Pl. XVI, fig. 11) depuis la partie renflée, qui doit être considérée comme la capsule, jusqu'au voisinage de sa base, un plissement dû à une fibrille enroulée en hélice. Cette fibrille serait pour Lendenfeld, Nusbaum, Zoja, Schneider, Chun, Chapeaux, Murbach, Bedot, musculaire. Iwanzoff prétend que cette striation ne rappelle point celle des muscles, qu'elle est due à un cordon homogène, enroulé autour de la tige du cnidoblaste, cordon qui semble être, dit-il, un prolongement d'appui permettant de maintenir la proie dans laquelle sont enfoncés les nématocystes. L'enveloppe qui entoure le cordon pourrait se décomposer en fines fibrilles et l'intervalle serait rempli par une substance homogène. La fibrille spirale que j'ai observée n'a certainement pas une structure si compliquée; je ne puis dire si elle est musculaire ou élastique, mais je suis tenté, comme la plupart des auteurs, d'admettre la première hypothèse.

Will (1909) a reconnu dans l'Hydre, le *Syncoryne Sarsii*, le

Coryne, la présence de fibres musculaires longitudinales qui s'étendent jusqu'au tiers ou au quart de la cellule. Pour cet auteur, il y a de plus, dans certaines formes (*Hydre*, *Physalie*), un filament enroulé, le *lasso* qui parcourt tout le pédoncule jusqu'à la partie inférieure de la partie urticante. Il admet que ce filament est élastique, se comporte comme le muscle spiral des colloblastes des Cténophores et a le même rôle : celui de fixer solidement la cellule à la mésoglée et d'empêcher qu'elle ne soit arrachée par les proies lorsque celles-ci ont été entourées par le filament urticant. Enfin, il aurait aussi pour rôle, en revenant à sa forme primitive, d'attirer l'animal capturé contre le polype.

Il y a lieu de remarquer que, chez le *Physalia*, Will représente le filament spiral (lasso) se continuant vers le haut avec les fibres longitudinales et se résolvant dans le cnidopode en un pinceau de très fines fibrilles qui n'atteignent pas son extrémité. On ne comprend, par suite, pas du tout, que ce lasso puisse avoir pour rôle de fixer les cnidoblastes à la mésoglée et de retenir les proies. Ce ne sont évidemment là que des hypothèses. Personne n'a jamais décrit l'insertion si résistante du filament spiral sur la mésoglée et personne non plus n'a pu le voir agir comme un ressort qui s'allonge ou se raccourcit lorsque le filament urticant a saisi une proie. Il me paraît que le cnidoblaste est simplement fixé par son extrémité renflée et étalée, le cnidopode.

Lorsque le filament urticant n'est pas sorti, on pourrait penser que la striation est due à ses tours de spire très rapprochés et que les plissements de la surface ont été provoqués par le raccourcissement du filament. Mais comme sur les cnidoblastes explosés, on retrouve le même épaississement spiral, il est pour moi certain qu'il y a bien une fibrille; d'autre part, ce qui me paraît montrer que ce n'est pas là une formation élastique, c'est qu'elle produit sur les cellules urticantes détachées une annulation toujours nette, régulière et facilement visible à de forts grossissements.

Le noyau occupe une position variable, tantôt on le trouve au voisinage de l'ampoule (Pl. XVI, fig. 1), tantôt, ce qui est

le cas le plus fréquent, dans la région moyenne (Pl. XV, fig. 9 et 13).

La principale singularité de cette variété de cellule urticante est que la capsule n'est pas, chez le *Parantipathes larix*, nettement séparée, et qu'au lieu de ne renfermer qu'un liquide transparent, albumineux, venimeux, elle contient aussi une certaine quantité de protoplasme granuleux ou du moins une masse granuleuse, qui forme après l'explosion un cordon central (Pl. XIV, fig. 5). A l'extrémité libre, se trouve l'ampoule à paroi épineuse, fermée à sa partie supérieure (Pl. XIV, fig. 7, Pl. XVI, fig. 1 et Pl. XXI, fig. 11) par une mince membrane résistante, élastique, jouant le rôle d'opercule, qui sera traversée, lors de sa sortie, par le corps axial. Ce dernier présente à sa surface, sur toute sa longueur, deux épaisissements, disposés suivant deux spires, garnis de longues épines, que l'on ne voit très bien qu'après l'explosion. De plus, il est creux, sauf dans sa pointe terminale fermée par trois longues épines solidement appliquées l'une contre l'autre.

Enfin, de la base du corps axial part un cordon transparent, qui remonte jusqu'au voisinage de la partie terminale, puis s'enroule d'une façon qui paraît souvent irrégulière, c'est le filament urticant.

Très souvent, à la base de la capsule, se trouve un corps en forme de croissant, comparable à la coiffe des cnidoblastes du *Polykrikos Schwartzi*. Ce serait pour Iwanzoff l'extrémité renflée du cordon enroulé que nous avons décrit précédemment. Je ne crois pas, du moins pour les Antipathaires, que cette interprétation soit exacte.

Lorsque la cellule urticante n'est pas mûre, ce corps contient des granulations qui pourraient, après une coloration par l'hématoxyline ferrique, le faire prendre pour un noyau (Pl. XV, fig. 9). Il ne peut cependant être confondu avec lui, d'abord à cause de sa forme et ensuite parce que l'on retrouve aisément les deux parties dans la même cellule. Au moment de la maturité, ce corps en croissant devient tout à fait homogène et se présente alors avec les aspects représentés par les figures 13 et 14 (Pl. XV), 12 et 13 (Pl. XXI). Ces trois dernières figures ne

se rapportent pas à cette variété de grands cnidoblastes, mais l'aspect ne change pas. La situation de ces corps en croissant, leur réaction vis-à-vis des matières colorantes, font que je suis tenté de les considérer comme des réservoirs de substance toxique.

Enfin, de nombreux auteurs ont signalé à la base de la capsule des granulations qui ont été homologuées à des centrosomes. J'ai retrouvé ces corpuscules (Pl. XV, fig. 13), mais à des places différentes, si bien que je ne crois pas qu'ils aient la signification qui leur a été donnée.

Description du cnidoblaste explosé. — L'explosion s'observe aisément en plaçant un fragment d'entéroïde sous le microscope et en ajoutant sur le bord de la lamelle une goutte de sublimé acétique, de liquide de Zenker ou de Bouin. Il suffit ensuite d'aspirer du côté opposé avec un peu de papier buvard, de façon à faire passer rapidement le liquide fixateur sous la lamelle, pour observer aisément l'explosion et cela d'autant mieux que la cellule perd immédiatement sa trop grande transparence.

La décharge se fait en deux temps : il y a d'abord, par suite de la dévagination de l'ampoule dont le contenu, sans doute venimeux, est rejeté du même coup, sortie du corps axial, après que sa pointe a percé l'opercule. Le corps axial s'allonge, se gonfle considérablement, ce qui amène l'étalement de longues épines disposées suivant deux spires, épines que l'on pouvait entrevoir déjà, comme nous l'avons remarqué précédemment, avant l'explosion. Elles sont dirigées comme le montre la figure 4 (Pl. XIV), légèrement vers le bas. L'ampoule dévaginée et le corps axial ainsi transformé, peuvent être désignés sous le nom *hampe*; celle-ci se termine par la pointe que Cuénot (1905) a comparée, dans son travail sur les nématocystes des Nudibranches, à un trocart : on peut également la comparer au percuteur que Chatton (1914) a décrit dans son mémoire sur les cnidocystes du *Polykrikos Schwartzi*.

Tout ceci se passe assez lentement et peut être considéré comme la première phase de l'explosion. Celle-ci est quelque-

fois incomplète, le cnidoblaste se montre alors avec l'aspect représenté par la figure 4 (Pl. XIV).

Il y a ensuite un léger temps d'arrêt, dû, vraisemblablement, à ce que la pression à l'intérieur de la cellule n'est pas suffisante pour ouvrir la hampe, c'est-à-dire pour écarter les trois épines qui ferment son orifice terminal. Celles-ci, sous l'action d'une pression de plus en plus forte, qui fait souvent gonfler irrégulièrement la hampe, s'écartent, mais restent dirigées vers le haut ou horizontalement, et alors, brusquement, avec la rapidité d'un ressort qui se détend, le filament urticant se dévagine et se remplit de substance toxique tantôt complètement, tantôt seulement sur les deux tiers ou les trois quarts de sa longueur, la région située au voisinage de la hampe est alors vide. Exceptionnellement, sans doute parce que la cellule n'était pas arrivée à maturité, aucune substance ne pénètre à son intérieur. En même temps qu'il se dévagine et se remplit, le filament urticant se gonfle, ce que l'on constate aisément au seul examen des préparations. Celles-ci permettent également de voir que le filament est, sur toute sa longueur, couvert de petites épines, disposées comme celles de la hampe, suivant deux spires (Pl. XIV, fig. 5).

Il résulte des observations précédentes :

1° Que le protoplasme a différencié à sa surface une fibrille, probablement musculaire, enroulée en hélice.

2° Que la capsule n'est pas nettement distincte du reste de la cellule, dont elle n'est séparée que par une légère constriction.

3° Qu'à l'intérieur de l'ampoule et fixé à sa base se trouve le corps axial creux, présentant à sa surface deux épaississements disposés suivant deux spires qui se coupent et terminés par une pointe plus ou moins acérée.

4° Que le filament urticant extérieur à l'ampoule se trouve dans une masse formée de substance toxique et de protoplasme, celui-ci se retrouve après l'explosion sous forme d'un cordon plus au moins effilé au-dessous de la hampe.

5° Que le corps axial ne se dévagine pas, mais sort simplement après avoir percé l'opercule, par suite de la dévagination de

l'ampoule, dont la paroi, sans doute distendue, se réduit considérablement.

6° Que la paroi du corps axial se dilate beaucoup; je ne puis dire si, comme l'admettent Delage et Hérouard, elle a des propriétés analogues à celles de la chitine, mais les soies et les épines qu'elle porte me paraissent chitineuses.

7° Que le filament urticant est vide lorsqu'il se trouve à l'intérieur de la cellule, et qu'il ne se charge qu'après sa sortie, en se dilatant de notable façon.

8° Que ce même filament n'est pas ouvert à son extrémité et que la substance venimeuse dont il est chargé ne peut agir que par osmose, ou par rupture de sa partie terminale. Je n'ai pu faire aucune observation qui me permette de me prononcer sur ce dernier point, et il me semble que les auteurs soient dans le même cas; un de ces derniers, Will (1909), admet que, dans les capsules méthylénophiles, il y aurait une ouverture à la partie terminale du filament, tandis que les capsules à paroi mince en seraient dépourvues.

Ces cnidoblastes se retrouvent dans le *Leiopathes* (Pl. XV, fig. 9 et 13) et l'*Antipatella subpinnata*, comme nous l'avons déjà vu dans le chapitre II, mais, chez ces deux espèces, il est facile de constater par les dissociations que les capsules sont, à maturité, séparées complètement du reste de la cellule et que, par suite, elles ne diffèrent que par leur taille et la forme de leur corps axial de celles que nous allons étudier maintenant.

Cnidoblastes à corps axial en forme de bâtonnet. — Dans la paroi du corps et les tentacules; ces petites cellules urticantes se trouvent presque uniquement sur le pourtour des batteries; leur petite taille rend leur étude assez difficile, et la difficulté se trouve accrue de ce que, sur les coupes, elles sont toujours plus ou moins mélangées aux glandes qui entourent les boutons urticants.

Ces cnidoblastes sont formés d'une partie basilaire protoplasmique avec noyau (Pl. XVI, fig. 8), surmontée par une capsule bien distincte ayant à peu près la forme d'un ellipsoïde de révolution (Pl. XIV, fig. 2). Elle montre fréquemment à sa

base le réservoir en forme de croissant ou de cône, ce dernier aspect paraît dû à ce qu'il est fortement gonflé. La capsule contient, en son milieu, fermée par l'opercule, l'ampoule très allongée comme le corps axial : ce dernier montre toujours un double épaissement dont chacun décrit cinq à sept tours de spire chez le *Parantipathes larix*. Enfin, de la base du corps axial part le filament urticant qui remonte vers la partie supérieure de la vésicule urticante et, à partir de ce point, s'enroule en spirale, comme le montrent la figure 4 (Pl. XV) et celle demi-schématique VIII, a.

Ces cellules urticantes sont donc peu différentes de celles que nous avons décrites précédemment ; elles s'en distinguent surtout par leurs capsules nettement distinctes et presque toujours isolées dans les dissociations, qui ne permettent que très rarement d'observer un cnidoblaste complet ; aussi, je ne puis dire avec certitude s'il existe ici une fibrille musculaire spirale. Sur les coupes, j'ai aperçu quelquefois une vague striation (Pl. XV, fig. 4), mais ces organites sont tellement petits et, je le répète, toujours si bien entremêlés aux glandes, que cette observation est extrêmement difficile sur les espèces que j'ai pu me procurer.

L'explosion se fait en deux temps, comme nous l'avons déjà vu. Il y a d'abord sortie et gonflement du corps axial dont les épines apparaissent alors nettement, puis, après l'écartement des épines terminales, qui ne semblent être qu'au nombre de deux (Pl. XIV, fig. 3), dévagination du filament urticant qui est barbelé sur toute sa longueur, les aspérités étant toujours disposées suivant deux spires qui se coupent, figure VIII, b.

Tout l'endoderme, différencié ou non, contient comme nous l'avons déjà vu, des cnidoblastes semblables, mais de taille beaucoup plus réduite, dont la structure est identique. L'un d'eux représenté par la figure 8 (Pl. XIV), a son corps axial à demi sorti de l'ampoule.

Dans les entéroïdes du *Leiopathes glaberrima*, j'ai trouvé de plus une variété un peu différente (Pl. XIV, fig. 1) caractérisée par sa capsule très allongée, et par les épines de sa hampe, assez fortes, peu nombreuses, et dirigées vers l'avant.

Cnidoblastes sans corps axial. — Le *Leiopathes glaberrima* montre une variété de cnidoblastes qui n'a encore été signalée chez aucun Antipathaire, mais qui se rapproche beaucoup de celles qui ont été décrites par Bedot chez le *Coryphella Lansburgi*, et par Hickson dans le genre *Millepora* et leur est même peut-être tout à fait semblable.

Ces cellules urticantes sont toujours situées dans la couche profonde (Pl. XV, fig. 3 et Pl. XVI, fig. 2) de l'ectoderme ou de l'actinopharynx. Elles ont une capsule (Pl. XIV, fig. 9) en forme d'ellipsoïde de révolution, mais beaucoup moins allongée que celle de la variété précédente, capsule qui surmonte un corps protoplasmique irrégulier, renfermant le noyau et un ou deux corpuscules que je ne puis interpréter de façon certaine. L'un d'eux, à peu près sphérique, situé immédiatement au-dessous de la vésicule urticante, paraît être un réservoir de substance toxique : il se colore en effet comme le filament urticant. Ce

dernier est enroulé de façon compliquée, et l'on voit aisément, même avant sa sortie, que sa paroi présente de nombreuses petites épines serrées les unes contre les autres. Il est dévaginé au moment de l'explosion et se gonfle considérablement : à l'échelle de la figure 10 (Pl. XIV), il aurait 1 m. 22 de longueur, encore ne suis-je pas sûr d'avoir représenté le plus long. Il est facile de constater que les épines, disposées suivant deux spires, fig. VIII, c, vont jusqu'à son extrémité.

Ces cellules urticantes étant toujours situées dans la profondeur des feuilletts, il y a lieu de se demander si le filament se fraie un chemin, d'ailleurs quelquefois sinueux, à travers les cellules plus ou moins lâches ou s'il existe un canal le condui-

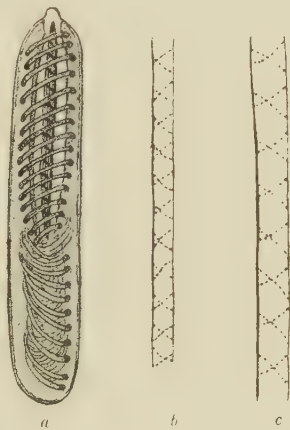


Fig. VIII. — Denti-schématique.
G. : 1800/l.

a, capsule urticante; b, fragment de filament urticant d'un grand cnidoblaste à corps axial; c, fragment de filament urticant d'un cnidoblaste sans corps axial.

sant au dehors. C'est un point que je n'ai pu élucider, et cela parce que ces cnidoblastes sont presque toujours flanqués de cellules épithéliales, très allongées, filiformes, aussi doit-on toujours se demander si ce ne sont pas elles qui forment la tubulure que l'on voit fréquemment au-dessus des vésicules non éclatées. Cependant, je crois qu'il n'existe aucun conduit facilitant la sortie; le filament urticant se fraie simplement un chemin à travers les tissus.

Il ne m'a pas été possible de suivre le développement complet des cellules urticantes, mais j'ai pu aisément reconnaître leur origine.

Presque tous les auteurs et parmi eux, **Moroff** (1909), ont admis que les cnidoblastes prenaient naissance dans les couches profondes des feuilletés, mais ils ont prétendu que leurs cellules mères étaient de jeunes éléments épithéliaux. J'ai pu constater qu'ils se forment au contact de la mésoglée et aux dépens des cellules irrégulières douées de mouvements amiboïdes qui, comme j'en ai montré dans le chapitre III, sont des éléments de mésenchyme. Parfois même les cellules urticantes sont en partie encastrées dans la lamelle de soutien : c'est je crois ce qui a fait dire à quelques auteurs qu'elles pouvaient traverser la mésoglée; autant il est naturel d'admettre que les cellules mésenchymateuses puissent passer à travers ses fins canalicules, autant il me paraît impossible de concevoir qu'un organe aussi différencié, aussi peu déformable qu'un cnidoblaste puisse suivre le même chemin.

Les cnidoblastes ont été considérés par certains comme des cellules glandulaires modifiées, tandis que d'autres, plus nombreux, ont admis que ce sont des cellules épithéliales transformées. **Iwanzoff**, qui a soutenu cette dernière opinion, pense que les cnidocils et les petites soies que l'on trouverait parfois au sommet de la cellule, seraient des cils vibratiles transformés.

Cette interprétation pouvait peut-être se concevoir lorsqu'on croyait que les cellules épithélio-musculaires se multipliaient

dans la profondeur des feuillets, mais j'ai montré que leur division, toujours indirecte, a lieu au contraire à la surface. Les cnidoblastes, dans toutes les variétés que j'ai pu étudier, ne portent jamais de soies comme Iwanzoff en a figuré dans ceux des Anthozoaires et des Siphonophores, et il me paraît impossible de considérer les épines et les crochets de la hampe comme des cils modifiés. Ces formations sont des sécrétions de la cellule au même titre que la paroi de l'ampoule et le filament urticant.

Nous concluons que le cnidoblaste, surtout à cause de son origine, doit être considéré comme une cellule glandulaire.

Explosion. — Chez les Antipathaires, où il n'existe pas de cnidocil, la décharge du cnidoblaste ne peut se faire suivant le mode décrit dans les ouvrages classiques.

On a fait intervenir, pour expliquer le phénomène, la contraction musculaire, l'élasticité de la membrane de la capsule, l'élasticité du filament urticant et sa disposition spirale, la force capillaire, la pression due au gonflement et la force osmotique. De toutes ces forces, seule l'élasticité de la membrane capsulaire a été généralement reconnue et étudiée avec soin. Cependant, Iwanzoff nie cette élasticité et admet que le contenu de la capsule, regardé jusqu'ici comme fluide, est en réalité une substance gélatineuse, très hygroscopique qui, par absorption d'eau, parvient à la consistance du mucus et, par l'accroissement de volume qui en résulte, fait dévagner le tube capillaire invaginé. Mais Will (1909), après des explications longues et confuses, arrive à conclure, contrairement à Iwanzoff, que la sécrétion de la capsule n'est pas une substance gélatineuse fortement gonflable.

Pour essayer d'expliquer la décharge, il est nécessaire de s'appuyer sur l'expérimentation et l'anatomie microscopique. Les expériences déjà anciennes de Chapeaux (1892) sur l'Hydre d'eau douce, ont montré d'abord que « le contact d'un cnidocil avec un grain de sable, produit l'explosion subite d'un nématocyte et que, après un intervalle à peine appréciable, il y avait

de nouvelles explosions, suivies d'un faible mouvement de contraction des fibres musculaires du tentacule ».

Lorsqu'un grand nombre de cnidocils ont été excités, une foule de filaments urticants se dévaginent et il y a, en même temps, rétraction complète des tentacules. Les résultats sont tout à fait comparables à ceux que donne l'excitation mécanique des tentacules et ils répondent aux lois des réflexes. C'est en effet par le mécanisme du réflexe que l'on peut expliquer, de la façon la plus vraisemblable, la décharge ou du moins son premier déclenchement. L'excitation reçue par les cellules épithéliales qui, tantôt sont adaptées à cette fonction — cellules sensibles interposées, dans les batteries, entre les cnidoblastes ou placées à leur contact quand ils sont isolés — tantôt ne présentent aucune différenciation apparente est transmise par elles, soit directement, soit par l'intermédiaire de la couche nerveuse, aux cellules nerveuses profondes : elles jouent par suite le rôle de neurones sensitifs. Les éléments nerveux, sous l'influence de cette excitation, élaborent un ordre de contraction qu'ils transmettent aux fibrilles musculaires et aussi aux cellules urticantes (Pl. XVI, fig. 11), et nous devons admirer la rapidité avec laquelle ce système nerveux, en apparence peu perfectionné, reçoit les impressions et transmet les ordres.

L'explosion s'explique ensuite aisément pour les spirocystes. La pression des éléments du voisinage est suffisante pour déterminer la sortie du filament urticant dont le volume ne change pas, et elle doit être également assez forte pour provoquer au moins le commencement de la sortie de celui des cnidoblastes profonds, sans corps axial, du *Leiopathes glaberrima*.

Pour ces derniers, toujours situés dans la profondeur, l'explosion ne peut être expliquée par une action directe; elle est forcément due à l'action du système nerveux.

Dans le cas des cnidoblastes à corps axial, le phénomène est plus compliqué et doit se comprendre ainsi : l'action produite par la rétraction des éléments contractiles ne détermine, par la dévagination de l'ampoule, que la sortie du corps axial, après que sa pointe a brisé l'opercule, et son gonflement. Cette opinion est à peu près celle émise par Iwanzoff : la première

impulsion, qui provoque le déclenchement, est due à la contraction des cellules environnantes et aussi, selon moi, à celle de la fibrille de la cellule urticante. Aussitôt après, l'eau, qui ne pouvait traverser les parois de la capsule, pénètre à travers la hampe, gonfle le contenu de la cellule, au point que celle-là, dans les cnidoblastes incomplètement explosés, se montre presque toujours boursouflée. La force de distension, au bout d'un temps appréciable, devient ensuite suffisante pour disjoindre les épines terminales : il y a alors sortie brusque du filament urticant, qui augmente lui aussi considérablement de volume. Cette dernière partie de l'explication vaut également pour les cnidoblastes sans corps axial, lorsque la pression des cellules qui les entourent a forcé le filament à commencer sa dévagination.

Iwanzoff a recherché s'il y avait augmentation de volume des capsules pendant l'explosion : il est arrivé à cette conclusion que les dimensions sont les mêmes après la décharge.

Will (1909) a fait de nombreuses mesures de cnidoblastes au repos et après leur éclatement, et il aboutit à des résultats contradictoires. D'après une première série d'observations tirées de la mesure de 35 cnidoblastes fuchsinophiles au repos et de 30 explosés, il trouve que la cellule urticante, après la décharge, a diminué de plus de moitié de son volume. Au contraire, dans les cnidoblastes à paroi mince, le volume après l'explosion serait un peu plus grand ($12 \mu^3$ 76). Mais comme cette différence encore faible peut tenir à des erreurs de mesures, il conclut que « le volume total du cnide explosé surpasse de très peu le volume du cnide au repos ».

Les mesures ne paraissent pas susceptibles de donner des résultats probants, non seulement parce qu'il est difficile de les faire de façon exacte, mais surtout parce que les cnidoblastes ont des dimensions variables et que, de plus, nous devons, pour leur explosion, faire agir des agents qui les modifient vraisemblablement beaucoup. Cependant il paraît certain que le filament urticant se gonfle et s'allonge de façon considérable ; il semble également sûr, du moins d'après mes préparations, que le volume de la capsule augmente aussi de façon notable,

mais c'est le corps axial qui prend le plus grand développement, comme le montrent les figures de la Planche XIV.

Will, dans le même travail, étudie le phénomène de l'explosion sans y apporter quelque lumière. Il parle longuement de la force osmotique dont l'efficacité serait très douteuse; le phénomène serait, pour lui, purement hydrostatique.

Toute son explication est extrêmement vague et ce qu'il dit du fonctionnement de l'appareil ne l'est pas moins : la sécrétion agglutinante de la paroi assurerait à elle seule l'immobilisation de la proie; aussi une action toxique lui paraît-elle superflue. « Néanmoins, ajoute-t-il, il est possible qu'une telle action ait lieu. »

Elle a certainement lieu, sinon toujours, du moins très fréquemment, comme il a été souvent observé. A. Drzewina et G. Bohn (1913) ont constaté que les Copépodes sont foudroyés par l'action des cnidoblastes de l'*Eleutheria dichotoma*, « quelle que soit la région du corps par laquelle l'animal heurte la tête urticante ».

Les filaments urticants sont-ils rétractiles? J. Sydney Hickson (1902) rapporte une observation du Dr Willey, que ce dernier lui a communiquée dans une lettre privée, observation que je transcris à mon tour à cause de son importance : « I think then can be no doubt now about the retractility of these threads. I did not observe it one or twice but repeatedly in different stocks of *Millepora*. The retraction takes place suddenly just like a *Vorticella*. »

Hickson croit avoir vu, à l'intérieur du filament urticant explosé, une fibrille musculaire; mais ses figures ne me paraissent point démonstratives. Dans un grand cnidoblaste en extension complète, il ne représente ce qu'il interprète comme une fibrille musculaire qu'aux deux extrémités du filament urticant. Dans la région moyenne, il figure un épaississement spiral externe, muni d'épines et se continuant à ses deux bouts par la fibrille. Il me paraît probable qu'il n'a pu bien observer le filament urticant qu'en son milieu et que ce qu'il a pris pour une fibrille musculaire n'est que l'épaississement spirale externe.

Hickson n'a jamais observé de rétraction; elle n'a pas été vue non plus dans le *Cerianthus bathymetricus* où Moseley a reconnu la présence de cnidoblastes semblables et aucun de ceux qui ont décrit les structures musculaires ne l'ont signalée. Hickson lui-même ne semble pas certain de la nature et de la fonction de cette prétendue fibrille spirale, puisque à la fin de son travail il se demande si la rétraction observée par Willey n'est pas due au cnidopode, mais celui-ci ne lui a montré aucuns « myophan stands ».

Je n'ai fait aucune observation sur ce sujet, mais il semble, du seul examen de leur structure, difficile d'admettre la rétraction de filaments urticants autres que ceux des spirocystes.

CHAPITRE VII

NUTRITION ET DIGESTION

Il est bien connu, et cela depuis longtemps, que la cavité digestive de beaucoup d'Anthozoaires, surtout de ceux qui vivent dans les mers tropicales, se montre presque toujours, si ce n'est toujours, absolument vide.

Miss E. Pratt (1905), dans ses intéressantes recherches sur l'*Alcyonium digitatum*, n'a jamais trouvé dans les polypes trace de nourriture, sauf une fois où elle a rencontré un petit fragment de Copépode. Il semblait donc, les zoochlorelles étant peu abondantes dans les tissus, que l'on fût autorisé à admettre que la vacuité de cœlentéron était la règle et que ces animaux ne se nourrissaient que de substances dissoutes. Cependant Miss E. Pratt a montré par des expériences rigoureuses que l'*Alcyonium digitatum* se nourrit abondamment lorsqu'on lui donne des Nauplius, des Copépodes, des Daphnies. Toutefois, l'animal exerce un choix sur la nourriture qui lui est présentée : c'est ainsi qu'il a presque toujours refusé les œufs de Poisson, mais que, par contre, il a très bien accepté de la chair de Merlan et d'autres Poissons, même colorée par du carmin.

Ceci permet de constater que la nourriture est absorbée par

les entéroïdes ventraux qui se distinguent alors aisément par leur coloration rouge.

Bien que l'actinopharynx soit pourvu de glandes semblables à celles des entéroïdes, la digestion ne se fait pas, chez l'*Alcyonium digitatum*, à son intérieur. Cependant les glandes se vident au passage des aliments et les imprègnent de leur substance. La digestion qui commence dans le cœlentéron, sous l'action des sucs digestifs qui y sont déversés, s'achève dans les cellules endodermiques des entéroïdes ventraux : elle est donc à la fois extra et intracellulaire. Il résulte de ceci que l'on ne peut tirer aucune conclusion de la vacuité apparente du tube digestif des Alcyonaires des mers tropicales, de celles des Hydrocoralliaires et des Madréporaires. Chez ces derniers, T. Wayland Vaughan a montré que certaines espèces (*Mæandra areolata*, *Orbicella cavernosa*) pouvaient être nourries avec des fragments de muscles de Crabes, des morceaux de Poisson ou du jus de viande. Dans la seconde espèce, Vaughan a pu constater que, lorsqu'ils font saillie au dehors, les entéroïdes peuvent non seulement prendre la nourriture, mais la digérer sans la porter dans la cavité gastrique. Ce même auteur a vu diverses colonies se nourrir aux dépens de la plupart des animaux du plancton, mais refuser les Diatomées et les autres Algues si elles ne sont pas mélangées à du jus de viande. Il a cru pouvoir en conclure : « The food of Corals consists solely of animal matter ».

Ch. Gravier (1913) fait remarquer que si les animaux participent, dans une plus large mesure qu'on ne l'avait cru jusqu'ici, à l'alimentation des polypes, il n'en faut cependant pas conclure que les végétaux n'y prennent aucune part, soit directement, soit indirectement par l'intermédiaire des Algues symbiotiques.

En effet, l'on sait que, dans toutes les formes qui vivent dans les régions tropicales, il existe, en grande abondance, des Zoochlorelles et celles-ci fournissent, vraisemblablement, aux polypes, une partie de leur nourriture : cette opinion paraît d'autant plus admissible que dans toutes les espèces des mers chaudes, le tube digestif est toujours très réduit.

Chez les Antipathaires, aucun de mes prédécesseurs n'a pu trouver la plus petite trace de nourriture dans la cavité gastrique et ceci semblait confirmer l'opinion admise autrefois pour les Madréporaires.

Van Pesch a signalé dans quelques espèces des Algues symbiotiques, mais comme elles n'ont pas été vues par Brook ni par moi-même dans les trois espèces que j'ai étudiées, ce sont là des observations qui demandent à être vérifiées. Je crois être autorisé d'autant mieux à douter de la présence des Zoochlorelles dans les Antipathaires, même chez ceux des mers tropicales, que A. Krempf, qui connaît bien l'aspect particulier que prennent les animaux infestés par ces Algues, m'a assuré que ceux qu'il avait observés n'étaient certainement pas parasités.

J'ai eu la chance de pouvoir étudier, mais seulement sur des coupes, car elle n'a été apportée au Laboratoire de Naples que quelques heures avant mon départ, une colonie de *Leiopathes glaberrima*, dont les polypes étaient dans un état de santé parfaite et j'ai pu constater, comme je l'ai déjà dit, que l'actinopharynx et le cœlentéron, mais surtout celui-là, contenaient de nombreux débris dont un certain nombre étaient englués par du mucus (Pl. XVI, fig. 3); parmi ceux-ci se trouvaient en grande abondance des Diatomées associées à des cnidoblastes, des morceaux d'Algues et à d'autres fragments indéterminables. Les Diatomées, le plus souvent brisées, avaient dans l'actinopharynx leur contenu presque toujours digéré. Les deux autres espèces ne présentaient aucune trace d'aliments dans leur cavité digestive : il est possible que, chez tous les Anthozoaires, il y ait, soit au moment de la sortie de l'eau, soit au moment de la fixation, une contraction suffisante pour chasser tout ou à peu près tout le contenu du cœlentéron; si ce dernier était presque vide et l'actinopharynx rempli, dans la colonie de *Leiopathes* que j'ai pu examiner, cela tient sans doute à ce que la mort a été trop rapide pour que l'évacuation ait pu être complète.

Je crois pouvoir conclure :

1° Que les Antipathaires se nourrissent d'organismes plan-

toniques et plus spécialement de Diatomées amenées à leur bouche par le puissant courant de leurs cils vibratiles : contrairement aux Madréporaires, ils auraient une nourriture surtout végétale.

2° Qu'ils peuvent, en renversant le mouvement de leur appareil ciliaire, accepter ou refuser les particules nutritives.

3° Que la digestion n'est jamais intracellulaire : je n'ai en effet jamais trouvé de débris englobés par les cellules endodermiques des entéroïdes et du coelentéron.

Les Antipathaires se comporteraient donc, sur ce dernier point, autrement que les autres Anthozoaires puisque, suivant Miss E. Pratt, la digestion est à la fois intra et extracellulaire chez les Alcyonaires, et, d'après Mesnil, seulement intracellulaire chez les Hexactiniaires. Cependant, je dois ajouter que les résultats de ce dernier auteur sont en désaccord avec ceux de Chapeaux, pour lequel il y aurait, dans la cavité gastrovasculaire, « une sécrétion de sucs capables de dissocier les matières albuminoïdes et même de les amener, quoique très lentement, à l'état de peptones ».

CHAPITRE VIII

BOURGEONNEMENT

Les auteurs qui ont étudié les Antipathaires n'ont observé que la place ou la forme des bourgeons; aucun n'a suivi le développement des diverses parties du polype, ce qui est cependant d'un très grand intérêt puisque nous ignorons complètement l'embryogénie de ces animaux et que nous pouvons admettre que la formation des blastozoïtes reproduit les transformations que subit l'embryon pour donner l'oozoïte.

Brook a supposé que la blastogénèse se fait comme celle des Gorgones : il a observé, de même que plus tard van Pesch, la place des nouveaux individus et noté que les jeunes polypes alternent, le plus souvent, avec les plus âgés. Ceci ne m'a pas paru la règle. Il arrive quelquefois que, dans le *Leiopathes*

glaberrima, il y ait alternance de jeunes et de vieux individus, mais, dans le *Parantipathes larix* et l'*Antipathella subpinnata*, les polypes, en règle générale, bourgeonnent avant d'être complètement développés et l'on rencontre des séries de trois quatre et même cinq jeunes individus intercalés entre deux plus âgés ayant, à peu près, leur taille maxima.

Brook a surtout étudié, à ce point de vue, le *Leiopathes glaberrima* : il a cru voir les bourgeons apparaître, en un point quelconque d'une branche, sous la forme d'une petite proéminence légèrement arrondie au milieu de laquelle se formera la bouche en même temps qu'apparaîtront, sur son pourtour, les tentacules.

Van Pesch fait remarquer que presque toujours, ce sont les tentacules sagittaux qui apparaissent les premiers. Dans les trois espèces que j'ai étudiées, ce sont toujours, comme le montrent les figures 3 et 4 (Pl. XIX), ceux qui correspondent aux loges directrices qui se forment tout d'abord.

Ce même auteur a observé, chez l'*Eucirripathes contorta*, ce fait curieux que les bourgeons prennent naissance non dans les espaces interpolypaires, mais sur le cône oral : un polype lui a montré, entre ses deux grands tentacules sagittaux, trois fentes buccales à peu près égales, toutes les trois allongées suivant le plan dorso-ventral et ayant chacune son propre actinopharynx et son propre système de cloisons. Autour de la bouche médiane se trouvaient quatre tentacules latéraux, celle de gauche était également entourée de quatre tentacules latéraux et d'un sagittal, enfin, la troisième n'était flanquée que d'un tentacule sagittal. **Van Pesch** admet que le polype médian est l'individu mère et que les bourgeons, formés dans l'axe dorso ventral, ont séparé de lui ses tentacules sagittaux, qui paraissent, par suite, appartenir aux jeunes individus. A une petite distance se trouvait un autre polype complet qui semblait dériver de la paroi du corps; ce qui indiquerait que les bourgeons peuvent, dans cette espèce, se former en un point quelconque.

Ce cas me paraît remarquable par le fait que les foyers de multiplication se trouveraient surtout dans le plan dorso-ventral.

Le bourgeonnement est difficile à étudier chez les Antipa-

thaires, car les organes internes sont ébauchés bien avant que leur présence soit indiquée par les proéminences que **Brook** a vues chez le *Leiopathes glaberrima*, et qui lui ont paru être de simples tubercules ne montrant aucune trace d'organisation. De plus, l'édification des nouveaux individus paraît se faire avec une extrême rapidité, ce qui rend encore plus difficile la découverte des premiers stades; j'ai pu cependant les trouver dans le *Parantipathes larix* et l'*Antipathella subpinnata*, puis dans le *Leiopathes glaberrima*.

Les bourgeons n'apparaissent pas en un point quelconque de la colonie. Ils se montrent toujours dans le prolongement d'une des cloisons latérales d'un individu qui, le plus souvent, n'a pas encore acquis sa taille définitive : de sorte que les polypes adultes sont toujours régulièrement alignés et que leurs cloisons latérales se correspondent exactement. J'avais, pour cette raison, cru d'abord qu'ils prenaient naissance à l'extrémité de cette cloison, mais, même sur les plus jeunes stades, je n'ai pu voir, d'une façon certaine, cette relation : c'est donc un point que je ne puis préciser.

Les diverses parties du corps n'apparaissent pas toujours dans le même ordre : le plus souvent, avant que de petits tubercules n'indiquent la présence des tentacules latéraux, les principaux organes sont déjà formés. Les figures 1, 2, 3, 4, 5, 6 (Pl. XIX), représentent de jeunes bourgeons qui possèdent tous un actinopharynx, des entéroïdes, des cloisons latérales et aussi tous, sauf peut-être les deux premiers, un orifice buccal et des cloisons sagittales. Toutes ces parties n'émergent pas encore de la surface de l'individu mère, autrement dit il n'y a pas de cône oral.

Il y a lieu de remarquer que, chez tous les jeunes polypes, les entéroïdes, qui ne sont encore qu'ébauchés et représentés par leur partie droite accolée à la cloison latérale, ne sont jamais d'égale longueur : l'un est toujours d'un tiers environ plus court que l'autre.

Peu à peu, les parties manquantes vont s'ajouter : les cloisons accessoires, les tentacules sagittaux et latéraux apparaîtront, en général, dans cet ordre et en même temps le cône oral commencera à se montrer à la surface.

Chez le *Leiopathes glaberrima*, le corps du polype qui, comme on sait, est mieux distinct que ceux du *Parantipathes larix*, et de l'*Antipathella subpinnata*, se produit au moyen de deux tubercules latéraux qui s'accolent, en même temps qu'apparaissent les tentacules sagittaux : ces tubercules donneront ensuite, chacun, deux tentacules, formations qui ont été précédées par celle de la bouche.

Habituellement, les jeunes polypes prennent d'emblée la forme des parents (Pl. XIX, fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6). Cependant, il peut arriver que, dans les espèces où le corps est allongé suivant l'axe des branches, le bourgeon naisse dans l'excavation qui sépare deux grands polypes : il n'a alors à sa disposition qu'une place très restreinte, ne peut pas s'allonger et se présente alors avec l'aspect de la figure 8 (Pl. XIX), c'est-à-dire avec celui que l'on observe fréquemment sur l'axe principal de la colonie.

Cette étude faite sur des polypes entiers, colorés au carmalum et montés dans le baume de Canada nous montre :

1° Que les jeunes apparaissent toujours sur l'un des côtés des parents et de façon que leurs plans transversaux se correspondent exactement ; si, par suite d'une déformation, la cloison latérale du polype bourgeonnant a été déviée, celle du rejeton présente une disposition symétrique par rapport au plan vertical de séparation (Pl. XIX, fig. 7).

2° Que les entéroïdes, l'actinopharynx et les cloisons latérales se forment de très bonne heure et sont bientôt suivis de l'apparition des cloisons sagittales et de la bouche.

3° Que les bourgeons ne montrent que deux, puis six cloisons, stade que l'on retrouve à l'état adulte dans les genres *Cladopathes* et *Sibopathes*.

4° Que l'apparition des cloisons précède celle des tentacules.

5° Que, comme chez les Hexactiniaires, ce sont les tentacules qui correspondent aux loges directrices qui se montrent les premiers, sans toutefois que l'un d'eux ait une venue plus précoce et un développement plus grand.

Nous allons maintenant essayer, par l'étude des coupes sérieées, d'analyser de façon plus précise le phénomène dans

l'espoir que ce développement nous fournira quelques faits nouveaux.

J'ai recherché, voulant confirmer les observations esquissées sur les polypes adultes, des bourgeons dans lesquels la bouche n'était pas encore ouverte. Mais l'orifice buccal est si petit, si étroit, surtout dans le *Leiopathes glaberrima*, que seules les coupes étudiées à un fort grossissement permettent de voir s'il est formé ou non et, habituellement, l'on constate un degré de développement beaucoup plus avancé qu'on ne l'avait cru d'abord.

Je décrirai surtout les observations que j'ai faites sur le *Parantipathes latrix* dont j'ai eu deux colonies en très bon état, que j'ai pu bien fixer par le liquide de Bouin-Hollande.

L'étude, au moyen de coupes verticales perpendiculaires à l'axe de la branche, d'un très jeune bourgeon dont aucun tentacule n'était encore ébauché, montre d'abord une légère proéminence sur la paroi interne du corps (Pl. XX, fig. 1 et 2). Ce renflement est constitué, en son milieu, par la mésoglée, tapissée par le mésenchyme, qui s'avance presque jusqu'à son extrême pointe, de sorte que l'endoderme tout entier, c'est-à-dire ses trois assises, épithéliale, nerveuse et musculaire, ne la recouvrent que d'une mince couche, qui est même souvent divisée à son extrémité, comme on l'observe aisément sur les très jeunes bourgeons, montés *in toto* (Pl. XIX, fig. 1). Il semble donc bien que ce soit le mésenchyme qui, en proliférant, joue le rôle principal dans les premiers stades du développement. A l'appui de cette interprétation, je puis citer les remarquables observations faites par Faurot (1907) sur les Hexactiniaires. Cet auteur, après s'être élevé contre cette opinion que la couche moyenne n'a qu'un rôle passif, fait également remarquer que, chez les Trachyméduses et les Leptolides, de nombreuses formations semblent bien avoir la mésoglée — il vaudrait mieux, à mon avis, dire le mésenchyme — pour origine.

Cette région en voie de prolifération est l'extrémité d'une des deux premières ébauches méso-endodermiques et les cellules épithélio-musculaires qui, de bonne heure, ont tendance à s'al-

longer et à se tasser les unes contre les autres, portent des cils plus longs que ceux que l'on peut voir sur tout le reste de l'endoderme.

Peu à peu, la partie libre de l'ébauche se renfle : en même temps, la lame de mésoglée, déjà dilatée à son extrémité, se divise en deux branches, comme le montre la figure 3 (Pl. XX). Il est facile, également, de constater que la différenciation des cellules, surtout de celles de la surface, est plus marquée, et que leurs noyaux, plus petits, plus allongés, sont beaucoup plus chromophiles que ceux de l'endoderme. Tous ces caractères, renflement, puis division de la mésoglée à son extrémité, changement de forme et de structure des éléments, nous indiquent que cette formation a déjà produit, dans sa partie libre, l'ébauche d'un entéroïde, tandis que sa partie basale, non encore transformée, deviendra l'une des deux cloisons latérales; mais ces deux formations ne sont pas nettement distinctes l'une de l'autre. La cloison apparaîtra plus nettement en se rapprochant du centre du bourgeon (Pl. XX, fig. 4) et, là, la partie interne renflée de l'ébauche commence à s'aplatir, à s'étaler et à se creuser en gouttière pour former une des deux moitiés de l'actinopharynx; mais toutes ces transformations se font si progressivement qu'il est impossible de préciser les points où commence et où finit l'entéroïde. Il n'y a, par conséquent, rien ici qui nous fasse pressentir la division de l'ébauche en deux parties : l'une orale, donnant l'actinopharynx, l'autre aborale, l'entéroïde, comme A. Krempf l'a observé chez le *Pocillopora cespitosa*.

Lorsque la cloison latérale va, dans les coupes, disparaître, ce qui indique que la région est voisine du point où se formera la bouche, il se fait (Pl. XX, fig. 5) une excavation de la paroi de l'actinopharynx qui indique le commencement de sa lumière; celle-ci devient plus apparente dans la coupe suivante (Pl. XX, fig. 6) qui passe par le point où sera le centre de l'orifice buccal. Ces figures montrent également que les deux ramifications de la mésoglée, que contenait déjà l'entéroïde, se sont soudées à la lame qui sépare les deux feuillettes de la paroi du corps, mais que cette dernière — et c'est là le point impor-

tant — est continue, de sorte qu'il n'y a aucun rapport entre l'ébauche méso-endodermique et l'ectoderme.

La transformation de celle du côté opposé ayant marché de pair et les ébauches s'étant, en même temps, peu à peu soudées l'une à l'autre, nous avons un actinopharynx semblable à celui des polypes adultes, à cette différence près que ses cellules sont encore imparfaitement différenciées.

Avant d'essayer de tirer les conclusions qui se dégagent de cette étude, je me propose de décrire deux autres bourgeons : le premier, un peu plus développé, situé tout près de l'extrémité d'une branchette du *Parantipathes larix*, n'avait pas encore sa bouche formée, bien que la différenciation des entéroïdes, de l'actinopharynx, et même — ce qui n'est pas la règle — des tentacules, fût déjà avancée.

Les sections montrent encore, en premier lieu, l'extrémité d'une des deux ébauches méso-endodermiques, sous la forme d'une prolifération du mésenchyme recouverte par l'ectoderme; extérieurement se trouvent deux mamelons qui sont les ébauches des deux tentacules latéraux (Pl. XXI, fig. 1). Dans ceux-ci, les cellules de la surface de l'ectoderme se multiplient par division indirecte, tandis que celles qui sont situées dans la profondeur ne montrent que très rarement des figures karyokinétiques (je n'en ai observé qu'une). Il y a lieu aussi de remarquer que dans l'épais réseau nerveux ectodermique se trouvent quelques cellules nerveuses multipolaires; de plus, la coupe de l'axe squelettique, toujours un peu écrasé, permet de constater que son épithélium sécréteur épais est formé de cellules emboîtées les unes dans les autres, disposition qui est en rapport avec l'accroissement rapide du polypier dans cette région.

Les figures de division karyokinétique ne se rencontrent pas seulement dans les cellules de l'ectoderme des tentacules; on les rencontre également dans tout le reste du corps, aussi bien à la surface du feuillet interne qu'à celle du feuillet externe (fig. des Pl. XX et XXI). Les chromosomes sont volumineux, en forme de V et au nombre de six chez le *Parantipathes larix*.

Il m'a paru intéressant de signaler ce mode de division qui n'a que très rarement été observé chez l'adulte dans les Cœlentérés.

Quelles sont ces cellules qui se multiplient ainsi à la surface des feuilletés primaires, mais que l'on trouve surtout dans l'ectoderme et dans les parties libres des ébauches (entéroïdes et actinopharynx)? Il y a lieu de remarquer d'abord que les noyaux qui sont en voie de division se trouvent dans une masse de protoplasme dont les caractères sont identiques à ceux des parties étalées des cellules épithélio-musculaires. Il est, pour moi, certain que ce sont ces dernières qui, avant de se diviser, perdent leurs relations avec les parties profondes, puis condensent leur protoplasme vers leur surface libre en prenant une forme vaguement conique; la reproduction a lieu ensuite presque toujours de façon que le plan de séparation des deux nouveaux éléments soit perpendiculaire à la surface. La figure 12 (Pl. XX) montre une cellule épithélio-musculaire qui a commencé à se diviser avant d'avoir à peine changé sa forme, et la figure 13 (Pl. XX) une autre cellule plus déformée mais dont les caractères permettent cependant de reconnaître son origine. La partie libre de l'ébauche va ensuite se renfler et se différencier peu à peu, comme il a été expliqué pour le bourgeon précédent, et donner un entéroïde; en même temps l'extrémité renflée de la lame mésoglénne qu'il renferme se divise en deux branches (Pl. XXI, fig. 2).

Un peu plus loin, l'entéroïde montre, déjà, à peu près sa forme et sa structure caractéristiques. Il contient des cnidoblastes et ses cellules superficielles portent de longs flagelles (Pl. XXI, fig. 3).

En se rapprochant du plan médian dorso-ventral, la partie libre de l'ébauche différencie encore ses cellules à peu près de semblable manière; de plus, elle s'aplatit pour donner le bord interne de l'actinopharynx, alors que sa partie basale s'est amincie pour former la cloison latérale, de sorte qu'à partir de ce point les deux formations en lesquelles s'est transformée l'ébauche sont bien distinctes tandis que, précédemment, la cloison latérale et l'entéroïde se confondaient plus ou moins.

Plus près de l'axe de symétrie on constate que la coupe de l'actinopharynx s'étale de plus en plus, devient concave intérieurement et se rapproche de la paroi du corps, d'où il résulte que la cloison latérale devient de plus en plus basse (Pl. XXI, fig. 4).

Les cloisons sagittales sont apparues sous la forme d'une petite lame de mésoglée, un peu renflée à son extrémité, entourée par un réseau mésenchymateux et nerveux, tapissée lui-même par l'épithélium endodermique (Pl. XXI, fig. 2); elles doivent être interprétées comme des ébauches méso-endodermiques qui ne prennent pas part à la formation de l'actinopharynx et qui, chez le *Parantipathes larix*, l'*Antipathella subpinnata*, le *Leiopathes glaberrima* et d'autres espèces, ne produisent pas d'entéroïdes à leurs parties inférieures et internes. Il ne me paraît pas possible, en effet, de considérer leurs extrémités à peine renflées et non différenciées comme représentant des rudiments de ces organes.

Dans cette région, l'épithélium sécréteur du polypier s'est beaucoup réduit en hauteur : bien que ses cellules soient toujours emboîtées les unes dans les autres. Un peu plus loin (Pl. XXI, fig. 4) la cloison sagittale arrive à l'actinopharynx et se soude à lui. Les tentacules sagittaux, dont on trouve les sections à ce niveau, sont beaucoup plus développés que les latéraux et leurs tissus sont aussi beaucoup mieux différenciés.

Les coupes se rapprochant toujours du centre du bourgeon, la cloison latérale disparaît et on constate que l'épithélium sécréteur est devenu simple.

La figure 5 (Pl. XXI) montre la disparition d'une des cloisons sagittales tandis que l'autre est presque soudée à l'actinopharynx. Après sa soudure, elle disparaît à son tour, et il se produit une légère excavation de l'ectoderme au point où se formera la bouche.

Les coupes suivantes permettent d'observer qu'au-dessous de cette dépression se trouve un amas de cellules ectodermiques qui tend à s'isoler du reste du feuillet dont il est du reste déjà séparé sur les deux côtés par deux lacunes (Pl. XXI, fig. 6), et qu'il y a un léger infléchissement de la mésoglée

qui devient ensuite, en ce point, plus mince, plus réticulée, moins distincte (Pl. XXI, fig. 7); là, le bouchon ectodermique n'est plus séparé des parties avoisinantes par des lacunes, cependant, il est facile de le délimiter exactement grâce à l'aspect de ses cellules qui sont plus serrées les unes contre les autres et dont le protoplasme est plus chromophile.

Les trois coupes qui viennent ensuite sont identiques : l'une d'elles, représentée par la figure 8 (Pl. XXI), montre une très mince lamelle de mésoglée irrégulière séparant l'ectoderme de l'actinopharynx et démontrant par suite son origine ectodermique. Du reste, même si cette mince lamelle de mésoglée avait disparu, la couche nerveuse qui sépare nettement l'ectoderme des cellules actinopharyngiennes prouverait qu'il n'y a eu ni invagination, ni prolifération du feuillet externe pour donner naissance à l'actinopharynx et aux entéroïdes. L'origine endodermique de ces organes vient donc confirmer les intéressantes observations de A. Krempf sur le *Pocillopora cespitosa* et permet, sans aucun doute, d'affirmer qu'il en est ainsi chez tous les Anthozoaires.

Au delà de cette région, la lame de mésoglée est redevenue très nette, très apparente, mais il existe encore au-dessus d'elle un bouchon ectodermique assez bien délimité. Quant aux autres coupes, elles reproduisent l'autre moitié du bourgeon.

Un autre jeune polype de la même espèce dont les tentacules sagittaux avaient, seuls, commencé à apparaître et dont la bouche petite, arrondie, n'avait que 5 à 10 μ de diamètre, a montré d'abord les mêmes faits : apparition d'une des ébauches méso-endodermiques et différenciation de sa partie libre en un entéroïde bien caractérisé. A la surface de celui-ci se trouvaient toujours de nombreuses cellules en voie de division indirecte et les plans de séparation des deux cellules filles sont encore à peu près perpendiculaires à la tangente à la surface : elles ont par suite pour résultat de multiplier les éléments de la surface, ceux qui sont déjà pourvus de longs flagelles.

Les préparations montrent également, ici et dans toute la région qui se soulèvera pour former le corps du jeune polype

adulte, que la mésoglée est beaucoup plus mince : son épaisseur est à peu près moitié moindre de celle qu'elle présente partout ailleurs.

Lorsqu'on se rapproche de l'orifice buccal, la partie libre de l'ébauche s'aplatit pour former une des moitiés de l'actinopharynx et sa partie basale devient une des cloisons latérales ; peu après apparaissent les cloisons sagittales. Plus près du centre, les cloisons disparaissent, on ne trouve plus que l'actinopharynx et les coupes, passant au voisinage immédiat de l'axe dorso-ventral, vont nous montrer comment se forme la bouche.

La mésoglée qui surmonte le cône antinopharyngien va d'abord, comme nous l'avons vu précédemment, devenir moins compacte ; elle se présentera sous l'aspect d'un réseau très irrégulier, à peu près impossible à délimiter nettement, puis elle disparaîtra (Pl. XX, fig. 10).

Les cellules de la paroi interne qui se multiplient activement, comme le montrent de nombreuses images de division indirecte, s'insinuent de chaque côté du bouchon ectodermique (Pl. XX, fig. 11) qui se désagrège, de sorte que les bords de l'orifice buccal sont constitués par un tissu de même origine que l'actinopharynx et bien distinct du feuillet externe environnant (Pl. XXI, fig. 9 et 10).

Il résulte donc de là que, non seulement les entéroïdes et l'actinopharynx sont d'origine endodermique, mais que les bords de l'orifice buccal se forment aux dépens de ce même feuillet.

Ce n'est que par un phénomène de convergence histologique que les organes produits par les parties libres des ébauches méso-endodermiques ont pris une structure se rapprochant beaucoup de celle de l'ectoderme, ce qui a fait croire aux auteurs qu'ils se formaient à ses dépens.

J'ai retrouvé les mêmes faits dans les deux autres espèces, mais le tissu actinopharyngien, chez le *Leiopathes glaberrima*, ne remonte pas jusqu'à la surface de l'ectoderme, de sorte que le bord supérieur de l'orifice buccal est, ici, formé par le feuillet externe.

Je crois devoir rappeler ici que, chez les Acalèphes, il n'y a pas de stomodæum, les bords mêmes de l'orifice buccal

sont formés par l'endoderme. Le fait que la même disposition se rencontre chez les Antipathaires efface un des caractères distinctifs des Acalèphes et des Anthozoaires au moins pour la forme sexuée, puisque le scyphystome posséderait un stomodæum invaginé.

Ces observations vont nous permettre de compléter les conclusions précédentes (p. 211) et d'en tirer quelques nouvelles; elles montrent :

1° Qu'il y a d'abord formation de deux ébauches méso-endodermiques principales aux dépens de l'endoderme et du mésenchyme, ce dernier feuillet jouant le rôle principal.

2° Que ces ébauches se différencient pour donner les cloisons latérales, les entéroïdes et l'actinopharynx et que, par suite, *ces deux derniers organes ne sont pas, comme on l'a admis jusqu'ici, d'origine ectodermique.*

3° Que le jeune bourgeon n'a d'abord que ses deux cloisons latérales, puis qu'il apparaît, à peu près au moment où se forme la bouche, quatre autres ébauches qui ne donnent, dans les espèces étudiées, que les cloisons sagittales; nous avons alors le stade réalisé chez l'adulte dans les genres *Cladopathes* et *Sibopathes*; enfin, le système se complète par quatre ou six cloisons secondaires.

4° Que, contrairement à ce que l'on a observé chez les Hexactiniaires, les cloisons apparaissent au plafond de la cavité gastrovasculaire. Leur mode de développement est donc celui que l'on a observé chez les Cérianthaires où elles naissent également près du péristome et s'étendent, peu à peu, vers le bas, en gagnant l'actinopharynx. La seule différence est que, chez les Antipathaires, elles se montrent sur le bord même de la bouche, de sorte que, dès leur apparition, elles sont soudées à l'actinopharynx.

5° Que le développement des entéroïdes n'est pas, comme chez les Hexactiniaires, en retard sur celui des cloisons : leur différenciation se fait en même temps, peut-être même un peu plus tôt.

6° Que la multiplication des cellules se fait par division indirecte au moins pour les cellules épithélio-musculaires des

feuillet, d'où il résulte qu'une partie des éléments ne prend pas son origine, comme on l'a cru jusqu'à présent, dans la région profonde des tissus.

L'un de ces résultats, l'origine endodermique de l'actinopharynx et des entéroïdes, n'a point été, pour moi, une surprise. J'en avais l'intuition, presque la preuve, depuis longtemps. L'étude des entéroïdes chez les polypes adultes montre souvent, comme je l'ai déjà fait remarquer, que le passage de la partie endodermique à celle considérée comme ectodermique se fait d'une façon si insensible qu'il ne me paraissait pas douteux qu'il y eût là une erreur d'interprétation. D'autre part, l'actinopharynx ne montre pas exactement la même structure que l'ectoderme, et les deux tissus sont séparés l'un de l'autre, au moins chez certaines espèces, par une cloison plus ou moins complète de mésoglée, comme van Pésch l'a, le premier, observé chez l'*Eucirripathes contorta* : ce sont là des faits qui, s'ils n'étaient pas suffisants pour se prononcer d'une façon sûre, faisaient du moins pressentir la solution de la question.

Il convient de rapprocher ceci, que l'actinopharynx et les cloisons principales sont formés par les deux ébauches méso-endodermiques qui apparaissent les premières, des observations faites sur les autres Anthozoaires. On sait en effet que H. V. Wilson (1888), Mac Murrich (1891), Appelöf (1900) ont admis que la formation du premier couple était en relation immédiate avec celle de l'actinopharynx, mais c'est Faurot (1907) qui, sans résoudre tout à fait la question, l'a serrée de plus près. Bien que celle-ci ne soit pas résolue, d'une façon définitive, pour les Hexactiniaires, il semble certain qu'ils se comportent comme les Hexacoralliaires et les Antipathaires, de sorte que nous pouvons admettre que l'origine et la formation de l'actinopharynx est la même chez tous les Anthozoaires. Les figures que E. B. Wilson (1884) a données sur le développement du *Renilla reniformis* peuvent, à peu près sûrement, être interprétées de cette façon.

Il est facile de comprendre comment les jeunes polypes vont acquérir leur structure et leur taille définitives; les cloisons

manquantes apparaîtront de la même façon que les quatre dernières, ce seront seulement les quatre accessoires pour le *Parantipathes larix* et l'*Antipathella subpinnata*, tandis que chez le *Leiopathes glaberrima*, il y aura, de plus, deux nouvelles cloisons qui seront placées au-dessus des latérales. En même temps les entéroïdes s'allongeront beaucoup, tellement qu'ils se pelotonneront à leur extrémité libre; enfin, les tentacules augmenteront de longueur à mesure que le cône oral émergera de la surface du corps.

Lorsque l'on croyait que l'actinopharynx et les entéroïdes dérivait de l'ectoderme, leur structure semblait s'expliquer aisément, et cela d'autant mieux que ces organes se trouvent presque directement en contact avec le milieu extérieur; il paraissait naturel d'invoquer, avant tout, des causes externes. Mais, je viens de le démontrer, ils ont une toute autre origine et leur différenciation est déjà presque achevée lorsque s'établit la communication de la cavité gastrovasculaire avec le dehors : il faut donc, pour la comprendre, faire appel à des causes internes, sans doute lointaines, qui font toujours apparaître les bourgeons en un point bien déterminé¹; il y a lieu, cependant, de faire exception pour ceux que porte l'axe principal puisqu'ils sont disposés sans aucun ordre apparent.

J'ai déjà dit quelles étaient les connexions du bourgeon avec le reste de l'organisme, et montré qu'ils se formaient toujours dans le prolongement des cloisons latérales. Le plan de direction de la force principale est donc perpendiculaire à l'axe dorso-ventral et il semble bien que ce soit aussi le plan principal de l'animal, celui de sa plus grande croissance, de son plus grand allongement et c'est aussi le seul, au moins dans beaucoup d'espèces, qui contienne les produits sexuels et les entéroïdes, organes dont le rôle n'est pas bien connu, mais semble être très important, comme le montre leur constance dans les différents groupes de Cœlentérés et les quelques observations faites sur leur rôle dans la digestion et la défense.

1. Il paraît naturel de penser que la circulation des liquides internes, toujours plus active dans le sens transversal par suite des relations qui existent, à travers les septa, entre les polypes, en soit une des causes directe ou indirecte.

Le bourgeonnement nous montre que les trois feuillets ont conservé, et ceci est naturel chez un Cnidaire, la faculté de se multiplier et de se métamorphoser pour donner un nouvel organisme, mais que le rôle principal est certainement dévolu aux tissus internes, au mésoderme et à l'endoderme. Même dans la formation des tentacules, nous pouvons admettre que ce sont des causes internes qui, agissant sur les tissus profonds, amènent leur prolifération et que celle-ci réagit à son tour sur l'ectoderme, le forçant, si je puis m'exprimer ainsi, à suivre le mouvement. Le rôle prépondérant des feuillets moyens et internes ressort de la description qui a été donnée : le mésoderme, dont nous avons signalé l'action tout au début du phénomène, produit ensuite les cnidoblastes qui sont si abondants dans les entéroïdes et qui ne manquent pas non plus dans l'actinopharynx. Quant à l'endoderme, il n'est pas nécessaire d'insister sur la part qu'il prend, puisque c'est lui qui donne les cellules sensibles, épithélio-musculaires et toute la partie nerveuse de la cavité digestive.

Les polypes adultes, qui, comme on sait, sont séparés les uns des autres par des septa incomplets de mésoglée tapissée par l'endoderme, ont tous sensiblement la même longueur. Cependant, il arrive, le plus souvent, que les intervalles qui séparent les jeunes bourgeons les uns des autres ou des parents sont moindres que la longueur d'un polype adulte, de sorte que nous devons nous demander comment il se fait qu'ils puissent prendre leur forme définitive. Les jeunes ne peuvent trouver la place qui leur est nécessaire le long des branches que de trois façons : par dégénérescence et disparition des polypes âgés, par formation d'un nouveau segment de squelette qui s'insérerait à ce niveau et produirait un allongement de l'axe ou, enfin, par glissement des tissus le long des branches.

Je ne puis admettre la première explication, car je n'ai observé que très rarement des polypes dégénérés. D'autre part, s'il y avait accroissement intercalaire du squelette, il est probable que nous constaterions une modification de sa structure et une multiplication des cellules sécrétrices qui seraient là dans un

état de plus grande activité; or on ne voit pas, au niveau du bourgeon, une semblable transformation.

Enfin, comme il n'y a pas lieu de faire intervenir l'élasticité du polypier, nous sommes forcés d'admettre que les tissus du bourgeon exercent sur le polype qui lui a donné naissance une pression qui se transmet de proche en proche et qui est suffisante pour déterminer le glissement de tous ceux qui le séparent de l'extrémité de l'axe. Toutefois, à cause des épines qui recouvrent le polypier dans presque toutes les espèces, ce glissement ne peut se produire sans qu'il y ait, probablement, destruction partielle, puis reformation des tissus qui entourent le squelette.

A. Krempf (1920) a désigné sous le nom d'*entérotoxelles* des formations endodermiques impaires, médianes, qui apparaissent au foyer dorsal de la larve. Elles se partagent bientôt en deux portions, l'une orale, l'autre aborale, qui se clivent dans le plan dorso-ventral; elles se rapprochent ensuite, puis se soudent dans leurs régions orales pour former le tube pharyngien, alors que leurs portions aborales restent libres dans la cavité gastro-vasculaire et constituent les entéroïdes.

Les formations que j'ai appelées ébauches méso-endodermiques diffèrent des entérotoxelles, d'abord en ce qu'elles ne sont pas formées seulement par le feuillet interne, et ensuite en ce qu'elles apparaissent latéralement. Mais, à cause de la prépondérance, bien mise en relief par A. Krempf, de toutes les structures dorsales, nous devons nous demander si elles ne proviennent pas d'une ébauche unique qui se serait ensuite clivée en deux parties, dont chacune s'est portée sur l'un des côtés. Dans cette hypothèse, ce que j'ai appelé ébauche méso-endodermique correspondrait à une demi-entérotoxelle. Rien, dans mes observations, n'autorise une pareille supposition et si, primitivement, le développement s'est produit de cette façon, il faut admettre qu'ensuite, par tachygenèse, ces formations sont apparues d'emblée à leur place définitive.

Les ébauches méso-endodermiques diffèrent encore des entérotoxelles de A. Krempf, en ce qu'elles produisent non

seulement les entéroïdes et l'actinopharynx, mais aussi les cloisons. Ce sont là, en effet, les trois parties qu'elles forment dans leur état de différenciation le plus complet, mais elles peuvent ne produire chacune qu'une cloison et un entéroïde ou seulement une cloison. Tous ces cas se rencontrent dans de nombreux groupes et en particulier chez les Antipathaires, comme je le montrerai bientôt. Il me paraît impossible d'attribuer aux cloisons des ébauches spéciales : la continuité parfaite, le passage insensible de leurs éléments constitutifs avec ceux des entéroïdes et de l'actinopharynx font qu'il est certain qu'elles ont la même origine. Cette interprétation permet de mieux comprendre l'appareil cloisonnaire des Anthozoaires et ses relations avec les autres organes.

Chez les Antipathaires, rien ne permet de dire, comme l'a fait A. Krempf, que les cloisons secondaires correspondent aux stérigmatoseptes dont il a suivi la formation chez le *Pocillopora cespitosa*. Le fait qu'elles apparaissent plus tard et sans aucune relation avec les cloisons primaires nous indique, au contraire, qu'elles ont des ébauches propres.

CHAPITRE IX

APPAREIL CLOISONNAIRE

Il résulte de l'étude du bourgeonnement que les cloisons qui apparaissent les premières sont les latérales, numérotées I sur les schémas, (fig. IX); puis, après une courte pause, se montrent simultanément les deux paires de cloisons sagittales, II et III, (fig. X). Elles peuvent, comme chez les Hexactiniaires, être appelées directrices puisque aucune nouvelle cloison ne se forme dans les loges qu'elles limitent. Ceci nous montre que les Antipathaires comme les Cérianthaires, les Hexactiniaires, et les Zoanthaires passent d'abord par le stade *Cerinula*, caractérisé par six loges et six cloisons, stade qui persiste à l'état adulte dans les genres *Cladopathes* et *Sibopathes*.

L'appareil cloisonnaire le plus simple se trouve réalisé chez

le *Sibopathes gephura*. Il n'y a, dans cette espèce, ni actinopharynx, ni entéroïdes; on ne trouve, dans sa cavité gastro-vasculaire que des cloisons primaires, encore sont-elles peu développées. Il en résulte que, là, les six ébauches se sont toutes développées de la même façon, aucune n'a différencié sa partie libre.

Dans toutes les autres espèces, seules les deux ébauches méso-endodermiques qui apparaissent les premières atteignent leur maximum de différenciation puisqu'elles produisent les cloisons latérales, l'actinopharynx et les deux entéroïdes principaux.

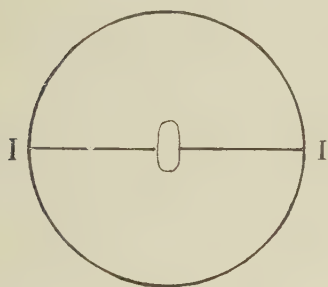


Fig. IX. — Formation de l'appareil cloisonnaire; premier stade.

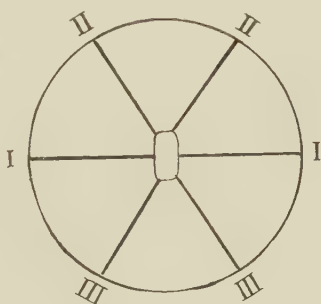


Fig. X. — Formation de l'appareil cloisonnaire; deuxième stade (*Cerinula*).

Les autres ne prennent très probablement jamais part à la constitution de l'actinopharynx, mais elles peuvent, parfois, disent les auteurs, différencier leurs parties libres en entéroïdes qui ne sont jamais aussi développés que ceux des cloisons latérales : c'est ainsi que **van Pesch** a signalé la présence d'entéroïdes sur les cloisons sagittales de douze espèces.

Les quatre cloisons accessoires, IV et V, (fig. XI) se forment ensuite, après un temps d'arrêt certainement très court, et c'est à ce stade que restent toutes les autres espèces, sauf le *Leopathes glaberrima* et l'*Eucirripathes contorta*, chez lesquels le nombre des septes s'élève à douze, et qui réalisent par suite le stade *Halcampula*, caractéristique de la deuxième période du développement des Hexactiniaires et des Zoanthaires.

Comme **Brook** l'a bien observé, les cloisons latérales ne sont

pas situées, chez le *Leiopathes glaberrima*, à égale distance des deux paires de cloisons sagittales; cette disposition, contrairement à ce qu'affirme le savant anglais, se retrouve sur toute la longueur du corps, autrement dit ces mésentères n'occupent jamais l'axe médian transversal. Ce fait me paraît très important puisqu'il permet d'orienter les polypes de cette espèce.

Nous savons que, chez les Hexactiniaires et les Hexacoralliaires, les mésentères qui apparaissent tout d'abord sont les ventro-latéraux. Quelques auteurs ont prétendu que les six premiers se formaient en même temps, mais il semble bien

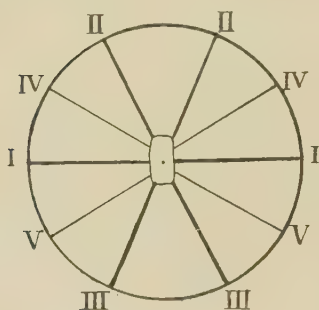


Fig. XI. — Formation de l'appareil cloisonnaire; troisième stade.

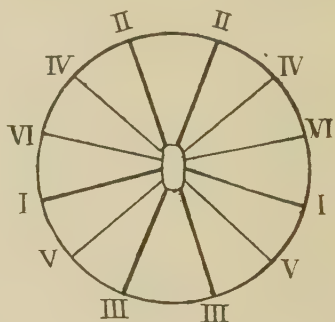


Fig. XII. — Formation de l'appareil cloisonnaire; quatrième stade (*Halcampula*).

que ceux qui constituent ce que l'on appelle avec raison le maître-couple sont toujours un peu en avance sur les autres. Les cloisons qui se montrent ensuite, dans un ordre qui ne paraît pas constant, sont celles qui correspondent aux quatre sagittales et aux quatre secondaires des Antipathaires. Puis, par suite de ce fait, bien mis en lumière par les recherches de A. Krempf, que les structures ventrales ont une tendance marquée à l'atrophie, de nouveaux mésentères apparaîtront au-dessus du couple ventro-latéral. Cette disposition est exactement celle que nous avons chez le *Leiopathes glaberrima*, (fig. XII), et il en résulte que nous devons orienter les polypes comme l'ont fait Brook et E. van Beneden, et non comme les a représentés A. Krempf.

L'ordre d'apparition des mésentères du *Leiopathes glaberrima*

n'avait pas été jusqu'ici déterminé exactement; cependant **Brook** et **E. Van Beneden** avaient, à cause du moindre développement des cloisons accessoires, aisément deviné leur ordre d'apparition et les avaient placés entre les cloisons latérales et secondaires. **A. Krempf**, en les situant entre les cloisons sagittales et secondaires, a été entraîné à cette conclusion, forcément inexacte, que « c'est un exemple unique de Zoanthere adulte ayant conservé ses stérigmatoseptes ventraux ».

E. Van Beneden ne pense pas que l'on puisse considérer les cloisons du *Leiopathes* comme homologues de celles du stade *Halcampula*. Cela ressort, dit-il : 1° de la position relative des tentacules et des loges dans les deux types; 2° de ce que la première paire formée chez les Hexactiniaires, celle qui domine en quelque sorte toute la marche du développement, répondrait précisément à la seconde accessoire antérieure chez le *Leiopathes* et manquerait par conséquent chez les autres Antipathaires.

La deuxième raison ne peut être invoquée, car les premières cloisons formées correspondent bien, chez les Antipathaires, au maître couple des Hexactiniaires. Ce sont elles qui, pour employer l'expression d'**E. Van Beneden**, dominant toute la marche du développement : elles ont des relations étroites avec la formation de l'actinopharynx, elles portent les entéroïdes, c'est à leur intérieur que prennent naissance les produits sexuels, enfin ce sont elles qui dirigent le bourgeonnement. Je crois donc que les mésentères de cet Antipathaire peuvent être considérés comme homologues de ceux du stade *Halcampula*.

Le *Leiopathes* a été considéré par **E. Van Beneden** comme un type ancestral : il me paraît au contraire le plus évolué. En effet, alors que dans les autres genres, les cloisons latérales sont, comme dans les jeunes *Arachnactis*, perpendiculaires au plan médian, elles sont ici ventro-latérales. D'autre part, le fait que, dans leur développement, ils passent par un premier stade à six septes, auquel reste les *Cladopathes* et les *Sibopathes*, puis par un second à dix septes, que ne dépassent pas toutes les autres espèces, montre que nous n'avons pas là une forme primitive.

Bien que les Antipathaires présentent des relations étroites avec les Hexactiniaires dans leur structure et leur développement, il faut reconnaître qu'ils en diffèrent, comme les Cérianthaires, en ce qu'ils ne passent pas par le stade *Edwardsia*. Ils ne paraissent cependant pas avoir des affinités plus grandes avec les Cérianthaires qu'avec les Hexactiniaires, aussi je ne pense pas que l'on puisse, avec E. Van Beneden, réunir les deux groupes dans une même division, celle des Cériantipathaires.

CHAPITRE X

APERÇU GÉNÉRAL

Les Antipathaires se trouvent dans toutes les mers, mais sont, comme tous les Anthozoaires, surtout abondants dans les régions tropicales. Ils se rencontrent rarement sur des fonds de moins de 20 mètres et ont surtout été pêchés par 100 et 500 brasses : le *Challenger* a recueilli quatre espèces entre 2 000 et 3 000 brasses.

Ils vivent en colonie et sécrètent un polypier d'apparence cornée, le plus souvent ramifié (Pl. XII, fig. 4 et fig. I, p. 141) et solidement fixé au support. Le squelette est recouvert, dans ses gros troncs, de sarcosome, d'où émergent les polypes disposés sans ordre alors que sur les fines ramifications ils arrivent à se toucher et sont en files régulières. Ils sont toujours plus ou moins allongés, suivant la direction des branches, et cet allongement, qui correspond à leur plan transversal, est beaucoup moindre sur ceux de la tige ou des grosses branches.

La hauteur du polype est, en général, assez faible et au milieu, à son extrémité, se trouve la bouche. Celle-ci (fig. XIII) dans les individus vivants et bien épanouis, est arrondie ou ovale, alors que, dans ceux qui sont rétractés, elle est linéaire : son allongement correspond alors à l'axe sagittal et elle ne montre jamais de siphonoglyphe. Chaque polype porte six tentacules non pinnés, dont deux, situés dans le plan sagittal et désignés sous le nom de tentacules sagittaux, s'insèrent à un niveau un

peu plus bas que les quatre autres placés sur les côtés et appelés tentacules latéraux : ceux-ci sont un peu moins développés que ceux-là.

L'examen sur le vivant permet de voir les cloisons qui sont presque toujours au nombre de dix : il y en a deux latérales plus larges et plus hautes que toutes les autres, quatre sagittales formant les loges directrices antérieure et postérieure et quatre secondaires placées à égale distance entre les sagittales

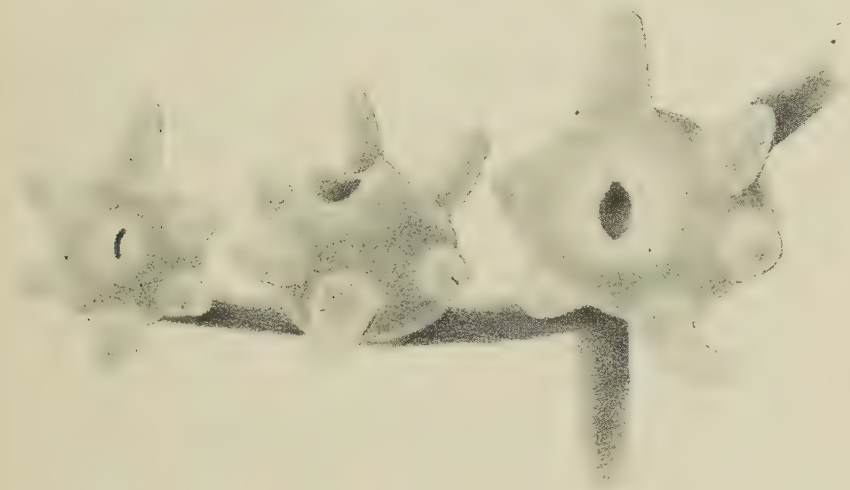


Fig. XIII. — *Leioopathes glaberrima* : polypes à demi épanouis. G. : 16/1.

et les latérales. Cette disposition de l'appareil cloisonnaire présente peu d'exceptions. Dans les genres *Gladopathes* et *Sibopathes* les cloisons secondaires manquent; dans les *Leioopathes*, il existe, au contraire, deux septes supplémentaires (cloisons accessoires) placés au-dessus des latéraux qui sont ici légèrement ventraux. Enfin, l'*Eucirripathes contorta* présente également douze mésentères, mais ceux surajoutés sont incomplets et situés entre les sagittaux et les secondaires.

Les polypes ne présentent que des mouvements lents, comparables à ceux des Hydroïdes. Ils sont recouverts sur toute leur surface de très fins cils vibratiles animés de mouvements très rapides qui battent vers la bouche ou en sens opposé, l'animal ayant la faculté de renverser leur mouvement. Leurs

cavités gastrovasculaires sont également ciliées et les fines granulations qu'elles renferment s'y meuvent rapidement en passant à travers les orifices des septa, qui séparent les polypes les uns des autres. Enfin, il est facile de constater que presque toute la surface du corps, mais surtout celle des tentacules, est garnie de petites protubérances, les batteries urticantes, formées par la réunion de nombreux cnidoblastes; l'on voit aussi aisément que les cellules interposées entre les cnidoblastes portent des cils plus gros, rigides, ce sont des éléments sensitifs.

La bouche donne accès, comme chez tous les Scyphozoaires, dans un tube, l'actinopharynx, qui s'ouvre dans la cavité gastrovasculaire ou cœlentéron. Seul le genre *Sibopathes*, étudié par van Pesch et considéré par lui, à juste titre, comme très primitif, ne possède pas d'actinopharynx : ses mésentères, forcément incomplets, sont peu développés. Dans les autres espèces, les cloisons sont toutes complètes, sauf pour les accessoires de *Eucirripathes concorta*, comme nous l'avons déjà remarqué.

Les cloisons latérales portent toujours des entéroïdes et, d'après Brook et van Pesch, il pourrait s'en trouver parfois aussi sur les autres cloisons, mais ils sont toujours rudimentaires.

Structure histologique. — L'ectoderme contient cinq sortes d'éléments. Les cellules épithélio-musculaires (Pl. XV, fig. 1 et 3) qui forment sa charpente sont très allongées puisqu'elles s'étendent sur toute son épaisseur. Elles s'étalent à leur partie libre et se raccordent aux voisines pour former la surface du feuillet : ce sont elles qui portent les cils vibratiles. Leur protoplasme fibrillaire contient un noyau allongé et est parcouru dans toute sa longueur par une fibrille; celle-ci, à la base, devient volumineuse, mieux différenciée et va se fixer sur la mésoglée. Toutes ces fibrilles, de direction longitudinale, forment la couche musculaire du feuillet (Pl. XV, fig. 2, 3 et 14).

Les cellules sensitives ne sont que les précédentes modifiées dont elles diffèrent par leurs cils rigides et par leur longueur

moindre, puisqu'elles se terminent dans la couche nerveuse (Pl. XV, fig. 2, 3 et 14).

Cette dernière, située au-dessus de l'assise musculaire, est formée de fines fibrilles anastomosées provenant de la base des cellules sensibles et, aussi, des prolongements des cellules ganglionnaires multipolaires qui sont surtout abondantes sous les batteries où elles forment, dans le *Parantipathes larix*, de véritables ganglions (Pl. XX, fig. 7).

Les glandes de l'ectoderme, qui probablement ne sécrètent que du mucus, renferment les unes un contenu floconneux, les autres de fines granulations : dans certaines espèces, il en existe une ceinture autour des batteries, qui appartiennent sans doute à la première variété, mais sont remplies d'une substance plus homogène (Pl. XV, fig. 10). Toutes prennent naissance dans la partie tout à fait profonde de l'ectoderme, aux dépens de cellules qui appartiennent au feuillet moyen et cette origine est aussi celle des cellules urticantes.

Les batteries en contiennent deux variétés : des cnidoblastes à corps axial à la périphérie, des spirocystes au centre. Entre elles se trouvent, comme nous l'avons déjà dit, les cellules sensibles qui s'unissent les unes aux autres par leurs parties libres renflées et forment un réseau dans les mailles duquel passent les extrémités des cnidoblastes (Pl. XVI, fig. 13). Ces cellules urticantes se rencontrent parfois isolées dans la paroi du corps et, en même temps qu'elles, il existe, dans tout l'ectoderme, de grands cnidoblastes à corps axial court, en forme de dard acéré (Pl. XIV, fig. 4, 5, 7).

Mésoderme. — La mésoglée, à peu près homogène, considérée jusqu'ici comme un produit de sécrétion des deux feuillets primordiaux, est en réalité produite par les cellules du mésenchyme qu'elle contient dans sa masse ou qui sont appliquées contre sa surface. On constate en effet fréquemment autour d'elles une capsule comparable à celle qui entoure les chondroblastes et qui doit être considérée comme de la mésoglée incomplètement transformée (Pl. XVI, fig. 4 et 12). Il en résulte que nous avons là un véritable tissu conjonctif dont les

cellules se multiplient activement par division directe. Ces cellules ne sont pas toutes à l'intérieur de la mésoglée; il s'en trouve aussi à sa surface formant une couche discontinue puisqu'elle est traversée par les fibrilles musculaires. Il peut arriver, dans les espèces dont les polypes sont très petits, que la lamelle de soutien, mince, ne renferme pas de cellules conjonctives, que celles-ci ne se trouvent qu'à sa surface externe et interne.

Endoderme. — Ce feuillet est formé des mêmes éléments que l'ectoderme.

Les cellules épithélio-musculaires, moins différenciées dans le sens musculaire, ne portent qu'un long flagelle et se terminent par une fine fibrille annulaire (Pl. XVI, fig. 2).

Les cellules sensibles sont semblables à celles de l'ectoderme et les couches mésenchymateuse et nerveuse en général peu distinctes. Quant aux glandes, elles montrent d'abord des variétés semblables ou presque semblables à celles du feuillet interne, puis une autre forme située dans la profondeur et renfermant de grosses sphérules fuchsinophiles.

Enfin, les cellules urticantes, peu nombreuses, presque toujours isolées, sont, soit des spirocystes, soit de très petits cnidoblastes à corps axial (Pl. XVIII, fig. 6).

Actinopharynx. — Sa surface interne est différenciée de telle sorte que sa structure rappelle, à première vue, celle de l'ectoderme (Pl. XVI, fig. 2 et 9). Cependant, ses cellules épithélio-musculaires, très étroites, ne portent que des flagelles; elles se continuent à leur base par de très fines fibrilles musculaires longitudinales. Ses nombreuses glandes sont identiques à celles de l'endoderme et ses cnidoblastes, toujours isolés, les mêmes que ceux de l'endoderme, mais il s'y ajoute la grande variété à corps axial court. Souvent, le tissu actinopharyngien forme les lèvres de l'orifice buccal et il est, là, séparé de l'ectoderme par un anneau de mésoglée (fig. III).

Les *cloisons* qui soutiennent l'actinopharynx ont une structure très simple : une couche de tissu conjonctif, renfermant la

mésoglée, revêtue sur ses deux faces par l'endoderme. Il existe des fibres musculaires de direction radiaire, toujours très peu développées. Van Pesch a décrit des fibrilles longitudinales formant des renflements identiques à ceux des Hexactiniaires, mais je ne les ai pas retrouvées dans les espèces que j'ai étudiées et elles ne l'ont pas été non plus par F. Pax.

Les cloisons latérales portent de longs cordons pelotonnés, les *entéroïdes*. Ceux-ci sont constitués par un axe de mésoglée revêtu sur les deux tiers de sa surface par le mésenchyme et l'endoderme qui présentent leurs caractères habituels : les fibrilles musculaires sont seulement mieux différenciées et plus volumineuses que partout ailleurs ; sur le dernier tiers se trouve un tissu à peu près semblable à celui qui tapisse la cavité actinopharyngienne ; il ne s'en distingue que par le grand nombre de ses cellules urticantes.

Ces mêmes mésentères renferment, le plus souvent seuls, les *gonades*, et les colonies sont toujours dioïques. Il avait été admis jusqu'ici que les produits génitaux dérivait, comme chez la plupart des Anthozoaires, de l'endoderme et l'on avait cru également qu'ils n'étaient pas toujours entourés par une capsule de mésoglée. En réalité, les cellules sexuelles sont toujours contenues dans la lamelle de soutien et il existe tous les passages entre elles et les éléments du mésenchyme (Pl. XV, fig. 12) ; aussi ne peut-il y avoir aucun doute : c'est aux dépens du feuillet moyen que prennent naissance, ici comme chez tous les Métazoaires, les cellules reproductrices. Il en est à peu près sûrement de même pour tous les autres Cœlentérés ; les observations, en apparence contradictoires, se concilient aisément si l'on admet que les parties profondes des feuillets primordiaux, dont dérivent les gonades, appartiennent réellement au feuillet moyen.

L'accroissement des cellules sexuelles se fait sans qu'il y ait de cône nourricier, ni de phagocytose, ni de cellules spéciales chargées de les nourrir. Cependant, il n'y a qu'un petit nombre d'ovules qui arrivent à leur développement complet, la plupart se résorbent et servent à nourrir leurs frères.

Les ovules mûrs (fig. VII) gonflent tellement les parties

latérales que chaque polype paraît divisé en trois : un médian, que **Brook** appelle gastrozoïde, et deux latéraux ou gonozoïdes. Il y aurait là, pour lui, un cas remarquable de dimorphisme, alors qu'en réalité ce ne sont que des déformations dues à la poussée génitale.

A maturité, les ovules sont évacués par rupture de la paroi du corps et l'on ne sait s'il y a ensuite dégénérescence du polype ou reformation des parties détruites.

Les capsules de spermatozoïdes se développent également aux dépens d'une cellule du mésenchyme, incluse dans la lamelle de soutien, qui se multiplie par division indirecte en donnant des amas de spermatogonies et de spermatocytes, toujours entourés par la mésoglée, formant des boursouflures le long des cloisons (Pl. XV, fig. 5 et 6).

Le *polypier*, lisse dans ses gros troncs, est recouvert d'une couche noire brillante, d'où le nom de *corail noir* (palmas neras) que lui donnent les pêcheurs. Les fines ramifications portent, au contraire, des épines qui fournissent, par leur disposition régulière et constante, de bons caractères spécifiques. Le squelette, dans les branchettes, se montre presque toujours plein, alors que ses grosses branches sont, le plus souvent, creusées de cavités régulières ou irrégulières. La figure VI représente une coupe faite par usure dans une tige du *Parantipathes larix* : elle montre la disposition régulière des épines et les couches concentriques divisées en trois régions par des zones d'accroissement qui font supposer que cette colonie était âgée de trois ans.

Les rapports des polypes et de leur squelette, faciles à reconnaître dans les petites branches, ont été déterminés exactement par **Brook**. L'axe est entouré d'un épithélium sécréteur, formé non par une invagination de l'ectoderme, comme l'ont admis, après **von Koch**, **Brook**, **Roule** et **van Pesch**, mais par les cellules du mésenchyme, de sorte que chez ces animaux, et probablement chez les autres Anthozoaires, si ce n'est chez tous, le squelette se forme aux dépens du feuillet moyen.

L'épithélium sécréteur est lui-même entouré par une couche

conjonctive, qui contient la lamelle de soutien, revêtue par l'endoderme. Ces tissus axiaux sont reliés en un point diamétralement opposé à la bouche du polype, à ceux de la paroi du corps par un septum longitudinal formé par la mésoglée recouverte, sur ses deux faces, par une mince couche de mésenchyme et par l'endoderme.

Digestion. — Je ne crois pas que les Antipathaires renferment des Zoochlorelles et la vacuité de la cavité digestive qui semblait démontrée, est vraisemblablement due à ce que les animaux, en se contractant, expulsent presque toujours tout ce que contenait leur cœlentéron. J'ai eu en effet la chance de trouver les polypes du *Leiopathes glaberrima* remplis de minuscules Diatomées et d'autres débris indéterminables (Pl. XVI, fig. 3). Je pense que par suite de la contraction lors de la fixation, les aliments du cœlentéron ont été, en majeure partie, chassés dans l'actinopharynx et que ceci explique qu'ils s'étaient accumulés dans cette région de la cavité digestive. Il est à remarquer que les Diatomées sont presque toutes brisées, sans que je puisse expliquer comment ce broyage ait pu se faire.

Je n'ai jamais observé de phagocytose et je pense que la digestion est uniquement extracellulaire.

Reproduction. — La reproduction asexuée est seule maintenant connue. Les bourgeons apparaissent dans le prolongement d'une des cloisons latérales d'un polype qui, souvent, n'a pas atteint sa taille définitive (Pl. XIX). Il se forme d'abord deux ébauches méso-endodermiques qui se différencient pour donner, chacune, une cloison latérale, un entéroïde et une des moitiés de l'actinopharynx : il résulte de là que ces deux derniers organes sont d'origine endodermique. Il se développe ensuite quatre autres ébauches méso-endodermiques, mais elles ne produisent que les cloisons sagittales; peut-être forment-elles exceptionnellement des rudiments d'entéroïdes. En même temps se montrent des proéminences qui sont la première indication des tentacules, les sagittaux apparaissant toujours les premiers. C'est à ce stade que restent les *Cladopathes* et les *Sibo-*

pathes; mais dans tous les autres, il se produit quatre nouvelles ébauches qui sont les origines de cloisons secondaires : le *Leiopathes glaberrima* et l'*Eucirripathes contorta* ont seuls, comme nous l'avons remarqué, des cloisons accessoires.

Le développement de l'appareil cloisonnaire (fig. IX, X, XI, XII) est donc identique à celui observé par de Lacaze-Duthiers chez les Actiniaires : il nous montre que les Antipathaires passent, comme les Cérianthaires, par le stade *Cerinula*, mais ne présentent pas de stade *Edwardsia*; les formes les plus évoluées (*Leiopathes glaberrima*, *Eucirripathes contorta*) atteignent seules la phase *Halcampula*.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

A la fin de chaque chapitre, je me suis efforcé de tirer les conclusions qui se rapportaient au sujet traité; je voudrais maintenant essayer de dégager quelques faits généraux.

La lecture des travaux de mes prédécesseurs laisse cette impression que l'anatomie microscopique des Antipathaires montre de fréquentes et assez importantes variations. Mes observations indiquent, au contraire, que leur structure ne présente que des différences minimales, et elles sont en petit nombre. Il est vrai que je n'ai étudié que trois espèces, mais ce sont des formes éloignées les unes des autres.

Les traités généraux nous apprennent que les caractères principaux des Anthozoaires sont : un stomodæum d'origine ectodermique et des produits génitaux formés aux dépens de l'endoderme qui, à maturité, tombent dans le coelentéron.

Les recherches de A. Krempf et les miennes ont démontré que l'actinopharynx ne provient pas du feuillet externe; j'ai établi d'autre part que les cellules sexuelles se formaient aux dépens du feuillet moyen et enfin que, chez les Antipathaires qui semblent bien, sur ce point, faire exception à la règle générale, elles ne tombent pas, lorsqu'elles sont mûres, dans la cavité gastrovasculaire.

Ceci nous montre que ces traits, considérés comme si géné-

raux et si bien établis que tous les auteurs en faisaient la base de leur classification, sont inexacts; il faut donc, pour les distinguer, rechercher des caractères nouveaux.

Mais l'idée vraiment générale qui semble se dégager de mes recherches est que la théorie des feuillets, malgré les attaques multiples dont elle a été l'objet pendant ces vingt dernières années, n'a pas été ébranlée.

Personne ne prétend qu'elle soit aussi exclusive que l'avaient pensé ceux qui l'ont établie et tout le monde sait qu'il est facile de trouver des exemples où elle paraît bien être en défaut (Spongiaires, Bryozoaires, Tuniciers). Mais ses fondements sont si étendus, si solides, qu'il eût été, en règle générale, beaucoup plus profitable de chercher à les consolider plutôt que de tenter de les détruire.

Mes recherches montrent que si les auteurs avaient essayé d'interpréter leurs observations en s'appuyant sur cette théorie, ils auraient vu de suite que les Cœlentérés sont, comme les autres Métazoaires, pourvus de trois feuillets; ils auraient reconnu que le mésoderme donne naissance, comme partout ailleurs, au squelette (mésoglée) et aux produits génitaux; ils auraient par suite interprété facilement beaucoup de faits qui semblaient inexplicables et des discussions nombreuses et sans profit pour la science eussent été évitées.

Index bibliographique.

1865. LACAZE-DUTHIERS (H. DE). — Deuxième mémoire sur les Antipathaires (*Antipathes vrais*). *Ann. Sc. Nat.*, 3^e série, vol. LV.
 1879-80. HERTWIG (O. et R.). — Die Actinien. *Jen. Zeit.*, Bd. XIII und XIV.
 1884. WILSON (ED. B.). — The mesenterial filaments of Alcyonaria. *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, Bd. V.
 — SEDGWICK (A.). — On the origin of metameric segmentation and some other morphological question. *Quart. Journ. of micr. Sc.*, vol. XXIV.
 1886. BEDOT (M.). — Recherches sur les cellules urticantes. *Rec. Zool. Suisse*.
 1889. WILSON (H. V.). — On the development of *Manicia areolata*. *Journ. Morph.*, II.
 — BROOK (G.). — Report on the Antipatharia. *Challenger Reports Zool.*, vol. XXXII.

1889. KOCH (G. VON). — Die Antipathiden des Golfes von Neapel. *Mill. Zool. Stat. Neapel*.
1891. MURRICH (MAC). — On the development of the Hexactinæ. *Journ. morph.*, IV.
1892. CHAPEAUX (M.). — Contribution à l'étude de l'appareil de relation des Hydroméduses. *Arch. de Biol.*
1893. CARLGREN (O.). — Studien über nordische Actinien. *Svenska Vetensk.-Akad. Handl.*, vol. XXV.
- CHAPEAUX (M.). — Recherches sur la digestion des Cœlentérés. *Arch. Zool. Exp.*, 3^e série, vol. I.
1893. FAUROT (L.). — Études sur l'anatomie, l'histologie et le développement des Actinies. *Arch. Zool. Exp.*
- JOURDAN. — Zoanthaires provenant des campagnes du yacht l'« Hirondelle ». *Rés. Camp. Sc. du Prince Albert 1^{er}, Monaco*, fasc. 8.
- HICKSON (S. J.). — The anatomy of *Alcyonium digitatum*. *Quart. Journ. of micr. Sc.*, 2^e série, vol. XXXVII.
1896. BEDOT (M.). — Note sur les cellules urticantes. *Rec. Zool. Suisse*.
- IWANZOFF (N.). — Ueber den Bau, die Wirkungsweise und die Entwicklung der Nesselkapseln der Cœlenteraten. *Bull. Soc. des Nat. de Moscou*, 3^e série, t. X.
1897. MAAS (O.). — Die Medusen. *Rep. expl. west coast Mexico by U. S. fish. Com. Steamer Albatros during 1891*.
1899. ASHWORTH (J. H.). — The structure of *Xenia Hicksoni*. *Quart. Journ. of micr. Sc.*, vol. XLII.
- DELAGE (Y.) et HÉROUARD (E.). — *Traité de Zoologie concrète*, vol. II.
1900. PRENANT (A.). — Contribution à l'étude des cellules ciliées et des éléments analogues. *Arch. Anat. Micr.*, t. III.
1902. HICKSON (S. J.). — Reports on the specimens of the genus *Millepora*, collected by Dr Willey. *Zool. Results from new Britain, new Guinea*, Cambridge.
- SCHNEIDER (K. C.). — *Lehrbuch der vergleichende Histologie der Tiere*, Jena.
1905. ROULE (L.). — Description des Antipathaires et des Cérianthaires. *Rés. des Camp. Sc. acc. par Albert 1^{er}, Pr. Souv. de Monaco*.
- PRATT (E.). — The digestive organs of the Alcyonaria and their relation to the mesogutal plexus. *Quart. Journ. of micr. Sc.*, vol. XLIX, part. IV.
- BILLARD (A.). — Les mouvements spontanés et provoqués chez les Hydroïdes. *Bull. Inst. génér. Psychol.*, Paris.
1907. DAWYDOFF (C.). — Sur la question du mésoderme chez les Cœlentérés. *Zool. Anz.*, Bd. XXI.
- FAUROT (L.). — Développement du pharynx, des coupes et des paires de cloisons chez les Hexactinies. *Arch. Zool. Exp.*, 4^e série, t. I.
- Id. — Nouvelles recherches sur le développement du pharynx et des cloisons chez les Hexactinies. *Arch. Zool. Exp.*, 4^e série, t. VI.
- CUÉNOT. — L'origine des nématocystes des Eolidiens. *Arch. Zool. Exp.*, 4^e série, t. VI.
- 1907-09. FORSTER COOPER (C.). — Antipatharia. *Trans. of the Linn. Soc. of London*, p. 301-321.
1908. THOMSON (J. A.). — Note on a large Antipatharian from the Fœroes. *Proced. of the R. ph. Soc. of Edinburgh*, vol. XVII.
1909. TOPPE (O.). — Ueber die Wirkungsweise der Nesselkapseln von Hydra. *Zool. Anz.*, Bd. XXXIII.
- MOROFF (TH.). — Entwicklung der Nesselzellen bei Anemonia. *Arch. f. Zellforsch.*, Bd. IV.
- GLASER (O. C.) and SPARROW (C. M.). — The physiology of nematocysts. *Journ. of exp. Zool.*, vol. VI, n° 3.
- WILL (L.). — Die Klebkapseln der Aktinien und der Mechanismus ihrer Entladung. *Sitz. und Abh. der nat. Ges. zu Rostock.*, N. F., Bd. I.
- Id. — Die secretorischen Vorgänge bei der Nesselkapselbildung der Cœlenteraten. *Ibid.*, Bd. II.

1911. PETERSEN (C. G. J.). — Valuation of the sea, *Rep. of the Danish Biol. Stat.*, t. XX.
1913. GRAVIER (CH.). — Le laboratoire de Biologie tropicale de Tortugas. *Rev. gén. des Sciences*, 15 décembre.
- DRZEWINA (A.) et BOHN (G.). — Observations biologiques sur l'*Eleutheria dichotoma*. *Quat. Arch. Zool. Exp.*, t. LIII, fasc. 2.
1914. VAN PESCH (A. J.). — *The Antipatharia of the Siboga Expedition*.
- CHATTON (E.). — Les endocystes du Péridinien, *Polykrikos Schwartzi* Bütschli. *Arch. Zool. Exp.*, t. LIV, fasc. 6.
- PAX (F.). — Beitrage zur Histologie des Antipatharienkörpers. *Zool. Jahr. Morph. Abt.*
1918. GRAVIER (CH.). — Note sur les Antipathaires du golfe de Naples. *Public. della Stazione Zool. di Napoli*, vol. II.
- ID. — Note sur une Actinie (*Thoracactis*, n. g., *Topsenti*, n. sp.). *Bull. Inst. Océan. Monaco*, n° 344.
- SANCHEZ Y SANCHEZ (M.). — Estudios sobre la histologica de las Actinias. *Trab. del. Lab. de Invest. Biol. Univ. Madrid.*, fasc. 2, t. XVI.
- ID. — Estructura des Mesodermo de las Actinias. *Biol. Soc. Exp. Biol.*, año, VIII.
- ID. — De las relaciones entre el ovulo y el tejido conjuntivo de las Actinias. *Biol. Soc. Exp. Biol.*, año VIII.
1919. KREMPF (A.). — Sur un stade primitif, essentiel, non encore reconnu, dans le développement des Anthozoaires. *C. R. Ac. des Sc.*, 7 juillet.
1920. ID. — Sur les principales modalités du développement et des relations de l'Orthosepte et du Stérigmatosepte dans l'ensemble du groupe des Anthozoaires. *C. R. Ac. des Sc.*, t. CLXX, p. 136.
- ID. — Origine blastodermique des entéroïdes et du complexe entéroïdopharyngien chez les Anthozoaires. *C. R. Ac. des Sc.*, 31 mai.
- ID. — Les dernières phases du développement des organes endodermiques métamérisés de la larve des Anthozoaires et l'achèvement du pharynx. *C. R. Ac. des Sc.*, t. CLXXI, p. 198.
- GRAVIER (CH.). — Larves d'Actinies. *Rés. des Camp. Sc. acc. par Albert I^{er}, Pr. Souv. de Monaco*, fasc. LVII.
1921. KREMPF (A.). — L'embryogénie des Anthozoaires. *Bull. Inst. Sc. Saigon*. Fasc. I.

Explication des planches.

PLANCHE XII.

- FIG. 1. — *Parantipathes larix*. — Colonie présentant deux galles.
- FIG. 2. — *Parantipathes larix* : galle.
- FIG. 3. — *Leiopathes glaberrima*. — Fragment d'une colonie, montrant la ramification et la disposition des polypes.
- FIG. 4. — *Leiopathes glaberrima*. — Deux polypes isolés.

PLANCHE XIII.

Parantipathes larix. — Galle produite par la ponte d'une Roussette (*Scyllium*) montrant le trouble apporté dans la ramification et l'abondance sur le tronc de gros polypes presque tous plus ou moins déformés. Un Bryzoaire (*Acyonidium albidum*) est venu s'installer sur le reste d'un filament de l'œuf de la Roussette.

PLANCHE XIV. G. : 900/1.

- FIG. 1. — *Leiopathes glaberrima*. — Petit nématocyste explosé dont les soies de la hampe sont dirigées vers le filament urticant.
- FIG. 2. — *Leiopathes glaberrima*. — Nématocyste à corps axial allongé de l'ectoderme.
- FIG. 3. — *Leiopathes glaberrima*. — Nématocyste de la même variété après l'explosion.
- FIG. 4. — *Parantipathes larix*. — Grand cnidoblaste de l'ectoderme et des entéroïdes, incomplètement explosé, le corps axial seul est sorti.
- FIG. 5. — *Parantipathes larix*. — Cnidoblaste de la même variété complètement explosé.
- FIG. 6. — *Parantipathes larix*. — Filaments urticants des petits cnidoblastes des entéroïdes.
- FIG. 7. — *Parantipathes larix*. — Grand cnidoblaste isolé avant l'explosion.
- FIG. 8. — *Leiopathes glaberrima*. — Petit nématocyste de l'endoderme : le corps axial est incomplètement sorti.
- FIG. 9. — *Leiopathes glaberrima*. — Nématocyste sans corps axial.
- FIG. 10. — *Leiopathes glaberrima*. — Nématocyste de la variété précédente après l'explosion.

PLANCHE XV.

- FIG. 1. — *Parantipathes larix*. — Coupe de la paroi du corps de la base du polype. L'endoderme détaché de la mésoglée contient, contre celle-ci, un fragment de la partie terminale de la hampe d'un grand cnidoblaste. G. : 800/1.
- FIG. 2. — *Parantipathes larix*. — Coupe d'une batterie montrant les glandes qui l'entourent, les spirocystes, les cellules sensibles interposées entre eux, les cellules ganglionnaires de la base, la couche musculaire et la mésoglée. G. : 1 200/1.
- FIG. 3. — *Leiopathes glaberrima*. — Coupe de l'ectoderme d'un tentacule. Entre les cellules épithélio-musculaires très effilées se trouvent les glandes à mucus. La batterie de cnidoblastes présente les deux variétés de cellules urticantes et quelques cellules sensibles; à sa base, se trouve le réseau nerveux qui paraît manquer dans l'intervalle des batteries. Sur la partie droite de la figure, cnidoblaste sans corps axial. G. : 550/1.
- FIG. 4. — *Leiopathes glaberrima*. — Cnidoblaste à corps axial avec, à la base de la capsule, un amas peu volumineux en forme de croissant (réservoir de substance toxique?); au-dessous, un autre amas de cette même substance et le protoplasme avec de vagues annulations. G. : 1 000/1.
- FIG. 5. — *Leiopathes glaberrima*. — Amas de spermatocytes dont les noyaux se groupent à la surface. G. : 1 000/1.
- FIG. 6. — *Leiopathes glaberrima*. — Amas de spermatogonies. G. : 1 000 1.
- FIG. 7. — *Leiopathes glaberrima*. — Fibrilles musculaires de l'ectoderme, avec leurs fines granulations. G. : 900/1.
- FIG. 8. — *Leiopathes glaberrima*. — Mésoglée de la paroi du corps au

point d'insertion d'une cloison avec cellules mésenchymateuses. G. : 1 000/1.

FIG. 9. — *Leiopathes glaberrima*. — Grand cnidoblaste à corps axial. A la base de la capsule se trouve le réservoir (?) qui n'est pas encore chargé de substance toxique. G. : 1 000/1.

FIG. 10. — *Parantipathes larix*. — Coupe transversale d'une batterie, avec sa ceinture de glandes, les cnidoblastes à corps axial à la périphérie, les spirocystes au centre. G. : 1 400/1.

FIG. 11. — *Leiopathes glaberrima*. — Fragment de mésoglée, quelques cellules avec capsules. G. : 900/1.

FIG. 12. — *Parantipathes larix*. — Cloison latérale avec deux ovules, dont un à peine plus gros qu'une cellule du mésenchyme. G. : 633/1.

FIG. 13. — *Leiopathes glaberrima*. — Grand cnidoblaste à corps axial, avec une granulation (centrosome??) G. : 1 000/1.

FIG. 14. — *Antipathella subpinnata*. — Coupe d'une batterie de l'ectoderme d'un tentacule avec ses deux variétés de cellules urticantes et de volumineuses cellules sensibles interposées. Au-dessous, couche nerveuse et musculaire. G. : 900/1.

FIG. 15. — *Leiopathes glaberrima*. — Cellules épithélio-musculaires de l'ectoderme dont les parties inférieures contiennent le long de leur paroi deux rangées de granulations. G. : 1 000/1.

PLANCHE XVI.

FIG. 1. — *Parantipathes larix*. — Grand cnidoblaste non mûr avec noyau situé, ce qui n'est pas le cas habituel, dans la partie supérieure. G. : 1 200/1.

FIG. 2. — *Leiopathes glaberrima*. — Coupe transversale de l'actinopharynx montrant les cellules épithélio-musculaires flagellées séparées par des cadres intercellulaires, les deux variétés de glandes à mucus et dans la partie profonde, celles à sphérules fuchsinophiles, la couche nerveuse avec une cellule multipolaire, la mésoglée et une portion d'endoderme comprise entre deux cloisons. G. : 450/1.

FIG. 3. — *Leiopathes glaberrima*. — Coupe transversale de l'actinopharynx, rempli de Diatomées et d'autres débris. G. : 280/1.

FIG. 4. — *Parantipathes larix*. — Fragment de mésoglée, tapissée, par places de cellules mésenchymateuses formant un réseau à son intérieur. G. : 1 200/1.

FIG. 5. — *Parantipathes larix*. — Spirocyste avec noyau et corpuscule. G. : 1 400/1.

FIG. 6. — *Parantipathes larix*. — Spirocyste de la paroi du corps dont la base est incluse dans la couche nerveuse. G. : 1 400/1.

FIG. 7. — *Parantipathes larix*. — Spirocyste contenant, dans son protoplasme, un filament irrégulier, pelotonné, formé par une substance identique à celle que contient le filament urticant et qui paraît se continuer dans ce dernier. G. : 1 400/1.

FIG. 8. — *Parantipathes larix*. — Petit cnidoblaste à corps axial de l'ectoderme. G. : 1 400/1.

FIG. 9. — *Antipathella subpinnata*. — Coupe transversale de la paroi interne de l'actinopharynx : contre la mésoglée se voit le réseau nerveux et, peut-être, quelques fibrilles musculaires. Les éléments

épithélio-musculaires, sont séparés par leurs cadres intercellulaires, et se prolongent par un petit cône d'où part le flagellum. Les glandes à contenu floconneux sont à la surface, celles à sphérules dans la couche profonde. G. : 4 200/1.

FIG. 10. — *Leiopathes glaberrima*. — Coupe transversale du cône buccal faite au voisinage de la bouche, avec les fibres musculaires formant le sphincter. G. : 300/1.

FIG. 11. — *Parantipathes larix*. — Coupe d'un grand cnidoblaste à corps axial à demi dévaginé, dont la base est en relation avec des cellules nerveuses multipolaires et dont la pointe s'est brisée en pénétrant dans la mésoglée de la paroi du corps. G. : 4 200/1.

FIG. 12. — *Parantipathes larix*. — Fragment de mésoglée riche en cellules dont quelques unes montrent une capsule; à droite, fibrilles musculaires et quelques cellules mésenchymateuses. G. : 800/1.

FIG. 13. — *Antipathella subpinnata*. — Coupe transversale d'une batterie, avec les têtes d'une cellule sensitive, formant un réseau et les cellules urticantes logées dans ses mailles. G. : 4 200/1.

PLANCHE XVII.

FIG. 1. — *Parantipathes larix*. — Coupe de l'extrémité d'une pinnule : cellules épithélio-musculaires encore incomplètement différenciées, couche nerveuse. G. : 400/1.

FIG. 2 et 3. — *Parantipathes larix*. — Sections pratiquées plus loin de l'extrémité dans la même pinnule. Les trois feuilletts commencent à mieux montrer leurs caractères; la figure 2, contient une cellule ganglionnaire en voie de division. G. : 400/1.

FIG. 4. — *Parantipathes larix*. — Apparition des tissus axiaux (endoderme et mésoderme) dans la cavité gastrovasculaire. G. : 400/1.

FIG. 5. — *Parantipathes larix*. — Les tissus axiaux ont été seuls représentés : en dedans de l'endoderme, mésenchyme contenant la mésoglée; à l'intérieur et au centre, cellules amiboïdes dont quelques-unes, déjà différenciées, ont commencé à sécréter le squelette, qui est en partie soudé à la lamelle de soutien. G. : 550/1.

FIG. 6. — *Parantipathes larix*. — Le squelette est plus développé et les cellules sécrétrices mieux distinctes se disposent autour de lui en formant un épithélium cubique. G. : 550/1.

FIG. 7. — *Parantipathes larix*. — L'axe est complètement entouré par les cellules sécrétrices, et les tissus axiaux sont toujours isolés dans la cavité gastrovasculaire. G. : 400/1.

FIG. 8. — *Parantipathes larix*. — Coupe près de l'extrémité d'une pinnule, montrant l'apparition du squelette au sein de la mésoglée axiale, dont il semble n'être que la partie centrale légèrement différenciée. G. : 550/1.

PLANCHE XVIII.

FIG. 1. — *Parantipathes larix*. — Extrémité d'une pinnule. Coupe optique. Les tissus axiaux (axe, épithélium sécréteur, mésoglée et endoderme) sont soudés à l'enveloppe externe. G. : 415/1.

FIG. 2. — *Parantipathes larix*. — Coupe transversale de l'extrémité d'une

pinnule : la mésoglée axiale, en relation avec celle de la paroi du corps, contient le squelette entouré de quelques cellules mésenchymateuses. Les tissus internes et externes sont en partie soudés. G. : 550/1.

FIG. 3. — *Parantipathes larix*. — Coupe transversale faite un peu en arrière de la précédente : les cellules mésenchymateuses séparent complètement le squelette de la mésoglée axiale et les tissus internes sont isolés de ceux qui forment la paroi du corps. G. : 550/1.

FIG. 4. — *Antipathella subpinnata*. — Coupe transversale d'une branchette dans la région où le septum de mésoglée commence à apparaître : l'axe, avec une épine, est entouré de son épithélium sécréteur, de la mésoglée axiale et de l'endoderme flagellé et glandulaire. G. : 550/1.

FIG. 5. — *Parantipathes larix*. — Coupe transversale des tissus axiaux faite en arrière de celle représentée par la figure 7, Pl. XVII. L'endoderme est séparé, par l'action des réactifs, de la mésoglée axiale; au centre, entouré par l'épithélium sécréteur, l'axe brisé. G. : 750/1.

FIG. 6. — *Leipathes glaberrima*. — Batterie de l'endoderme avec cellules sensibles interposées entre les cnidoblastes; de chaque côté, grandes cellules à mucus, à contenu clair, très transparent. G. : 1 000/1.

FIG. 7. — *Parantipathes larix*. — Grand cnidoblaste reposant par son cnidopode sur la mésoglée; son corps est replié et sa hampe dévaginée. G. : 350/1.

PLANCHE XIX.

Parantipathes larix. G. : 68/1.

FIG. 1 et 2. — Jeunes bourgeons pourvus seulement de leurs cloisons latérales : la bouche du premier n'est très probablement pas encore ouverte, mais on aperçoit, par transparence, la cavité actinopharyngienne.

FIG. 3, 4 et 5. — Jeunes bourgeons au stade *Cerinula*; ceux des figures 3 et 4 montrent les ébauches des tentacules sagittaux.

FIG. 6. — Jeune polype pourvu de ses dix cloisons.

FIG. 7. — Le bourgeon de gauche complètement formé a sa cloison latérale de droite qui semble rejoindre celle du parent.

FIG. 8. — Bourgeon resserré entre deux polypes adultes dont la forme est par suite bien différente de celui représenté par la figure 6.

PLANCHE CXX.

FIG. 1. — *Parantipathes larix*. — Coupe verticale perpendiculaire à l'axe, montrant l'extrémité d'une ébauche méso-endodermique. G. : 750/1.

FIG. 2. — *Parantipathes larix*. — Coupe pratiquée un peu plus près du centre du même bourgeon. G. : 750/1.

FIG. 3. — *Parantipathes larix*. — L'ébauche s'est renflée à son extrémité pour former un rudiment d'entéroïde. G. : 750/1.

FIG. 4. — *Parantipathes larix*. — Le renflement de l'ébauche s'est accru et sa mésoglée est divisée en deux lames. G. : 750/1.

FIG. 5. — *Parantipathes larix*. — La coupe se rapprochant du point où se formera la bouche, il apparaît une excavation et les deux lames de mésoglée sont unies à celle qui soutient la paroi du corps. G. : 750/1.

- FIG. 6. — *Parantipathes laria*. — Coupe passant par le centre du bourgeon : les tissus actinopharyngiens commencent à se différencier. G. : 750/1.
- FIG. 7. — *Parantipathes laria*. — Amas de cellules ganglionnaires au-dessous d'une batterie. G. : 1 200/1.
- FIG. 8. — *Antipathella subpinnata*. — Coupe transversale d'une branchette au voisinage de son extrémité : apparition du squelette au sein des cellules mésenchymateuses. G. : 550/1.
- FIG. 9. — *Antipathella subpinnata*. — Coupe transversale pratiquée un peu plus loin de l'extrémité : les cellules du mésenchyme sont disposées autour de l'axe pour former l'épithélium sécréteur, limité par la mésoglée axiale ; les cellules environnantes tendent à former les unes l'endoderme axial, les autres celui de la paroi du corps. G. : 550/1.
- FIG. 10. — *Parantipathes laria*. — Coupe transversale d'un bourgeon dont la bouche est sur le point de se former : la mésoglée qui séparait l'ectoderme a disparu dans la région buccale et le tissu actinopharyngien prolifère vers l'extérieur. G. : 550/1.
- FIG. 11. — *Parantipathes laria*. — Coupe transversale passant plus près du centre de la bouche : les cellules actinopharyngiennes ont déjà pris la place des éléments ectodermiques. G. : 550/1.
- FIG. 12 et 13. — *Parantipathes laria*. — Cellules épithélio-musculaires en voie de division indirecte. G. : 750/1.
- FIG. 14. — *Parantipathes laria*. — Coupe transversale des tissus axiaux, un peu en arrière de la figure 4, Pl. XVII, avec l'endoderme, la mésoglée et, à son intérieur, les cellules du mésenchyme. G. : 550/1.

PLANCHE XXI.

- FIG. 1. — *Parantipathes laria*. — Coupe verticale perpendiculaire à l'axe de la partie supérieure d'un bourgeon, avec une des deux ébauches méso-endodermiques et les rudiments de deux tentacules latéraux. G. : 400/1.
- FIG. 2. — *Parantipathes laria*. — Coupe du même bourgeon : l'ébauche méso-endodermique s'est renflée, différenciée et l'on voit une nouvelle ébauche qui formera une des cloisons sagittales. G. : 400/1.
- FIG. 3. — *Parantipathes laria*. — La première ébauche s'est modifiée davantage : sa mésoglée est divisée en deux lames. G. : 400/1.
- FIG. 4. — *Parantipathes laria*. — La cloison sagittale apparue sur la figure 2 est venue se souder à la partie renflée et aplatie qui forme le bord inférieur de l'actinopharynx ; l'autre cloison sagittale commence à se montrer. G. : 400/1.
- FIG. 5. — *Parantipathes laria*. — La cloison sagittale de gauche a disparu ; la cavité actinopharyngienne commence à se montrer et la cloison sagittale de droite est presque soudée à sa paroi. G. : 400/1.
- FIG. 6. — *Parantipathes laria*. — La coupe se rapproche du centre du bourgeon : la cavité actinopharyngienne est encore bien séparée de l'ectoderme, mais ce feuillet commence à montrer, au-dessus d'elle, des signes de dégénérescence. G. : 400/1.
- FIG. 7. — *Parantipathes laria*. — Un enfoncement de l'ectoderme apparaît au point où se formera la bouche et, au-dessous de lui, la mésoglée commence à disparaître. G. : 400/1.
- FIG. 8. — *Parantipathes laria*. — Coupe passant par le centre du bourgeon :

la mésoglée a presque disparu au-dessus de la cavité actinopharyngienne.

FIG. 9 et 10. — *Parantipathes larix*. — Coupes d'un autre bourgeon plus avancé, montrant la formation de la bouche, les cellules endodermiques prolifèrent et forment les lèvres de l'orifice buccal. G. : 550/4.

FIG. 11. — *Parantipathes larix*. — Extrémité d'un grand cnidoblaste : double série d'épaississements externes du corps axial. G. : 1 400/1.

FIG. 12 et 13. — *Parantipathes larix*. — Petits cnidoblastes des entéroïdes : au-dessous de la capsule, réservoir (?) de substance toxique, dans le protoplasme, autour du noyau, réseau colorable par l'hématoxyline ferrique. Dans la figure 12, le noyau est relié au réservoir par l'un des filaments du réseau. G. : 1 400/1.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté.

BOTANIQUE : *Les Phanérogames marines.*

GÉOGRAPHIE PHYSIQUE : *Les dépôts des fonds marins.*

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 9 mars 1921.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

MOLLIARD.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

P. APPELL.



A. Bessin, del.

Imp. P. Marmy, Paris.

Mansat, grav.

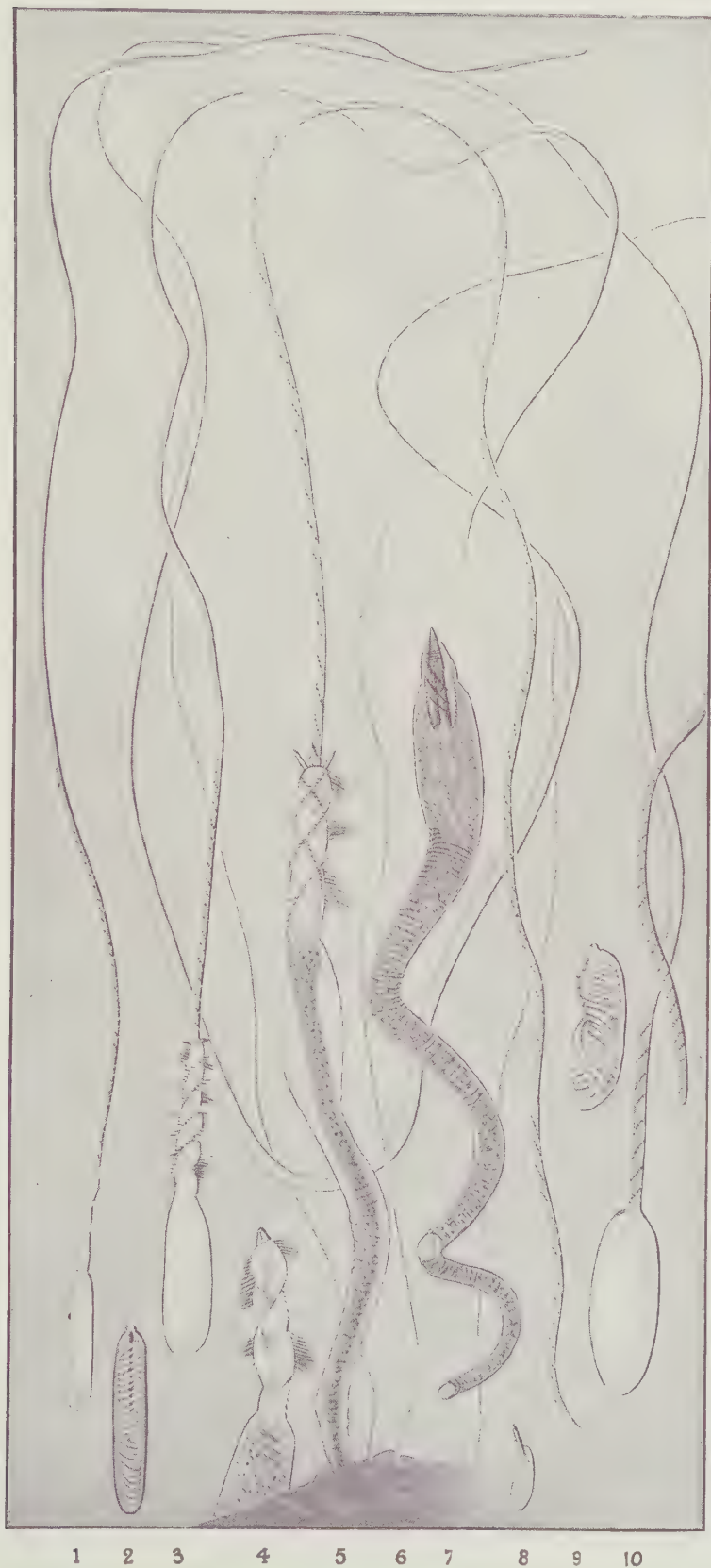
Masson et C^{ie}, éditeurs.



A. Bessin, del.

Imp. P. Marmy, Paris.
Masson et Cie, éditeurs.

Mansat, grav.

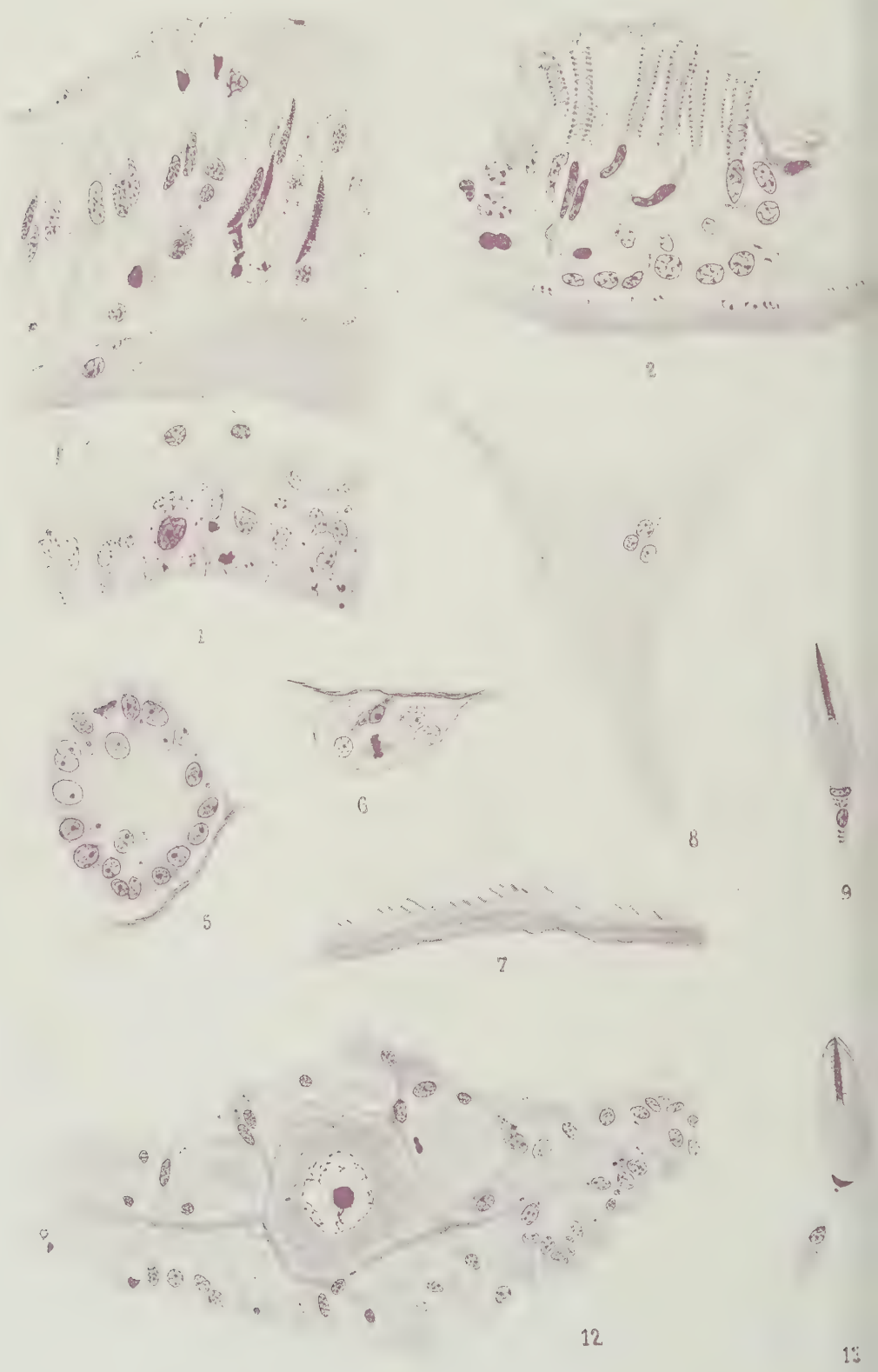


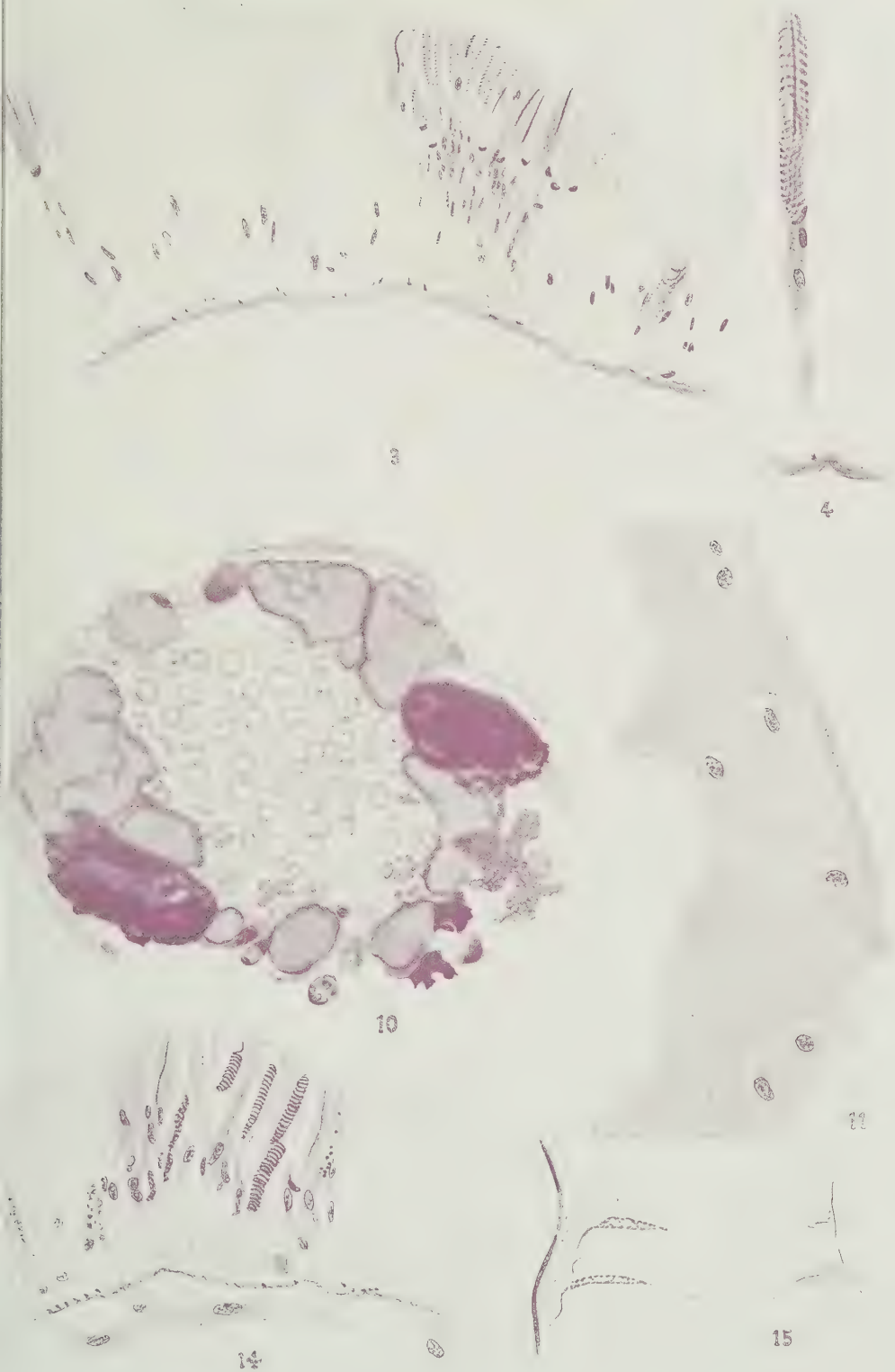
A. Bessin del

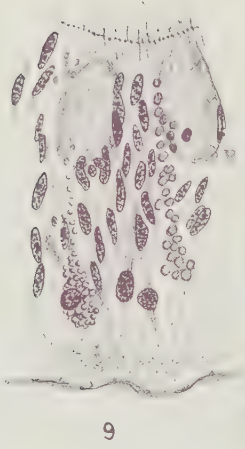
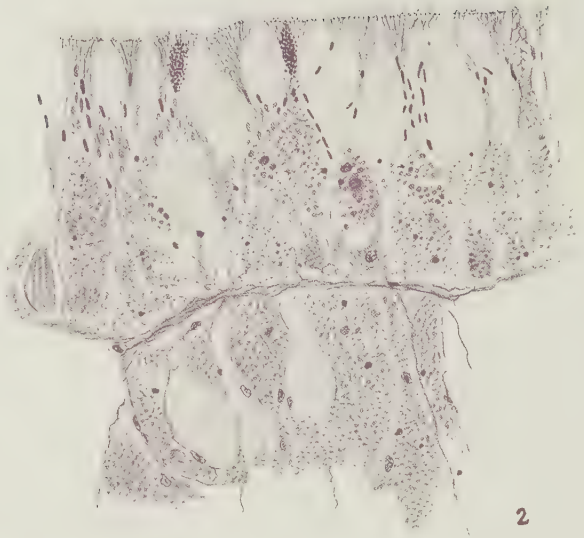
Imp. P. Marmy, Paris.

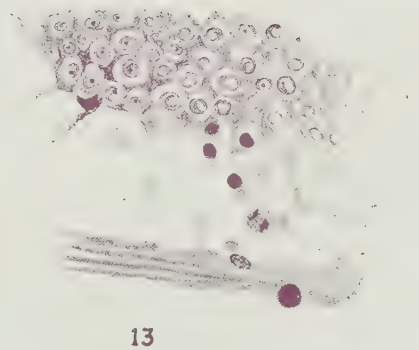
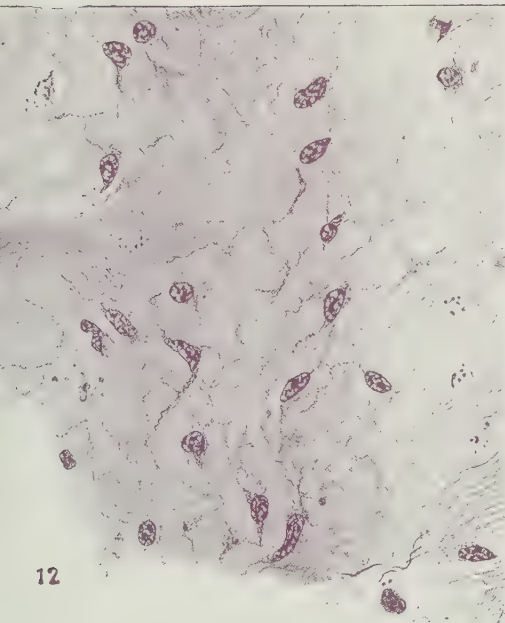
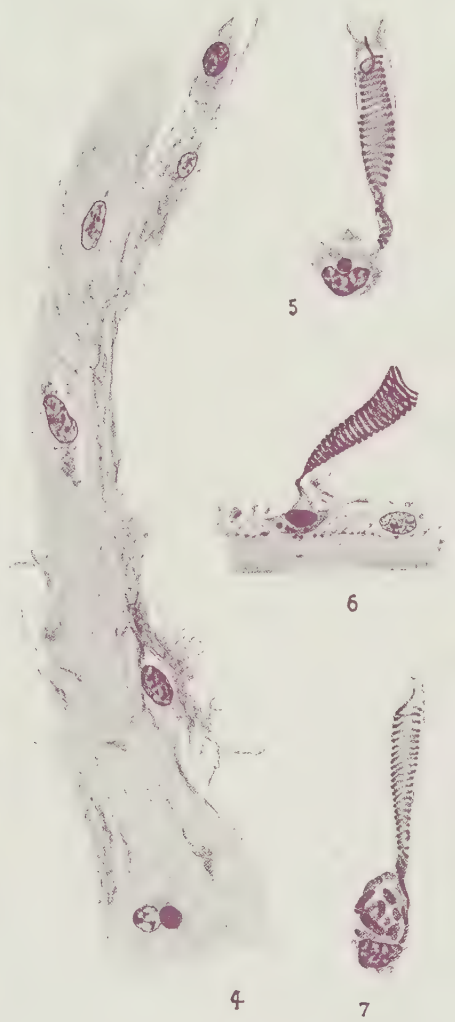
Mansat, grav.

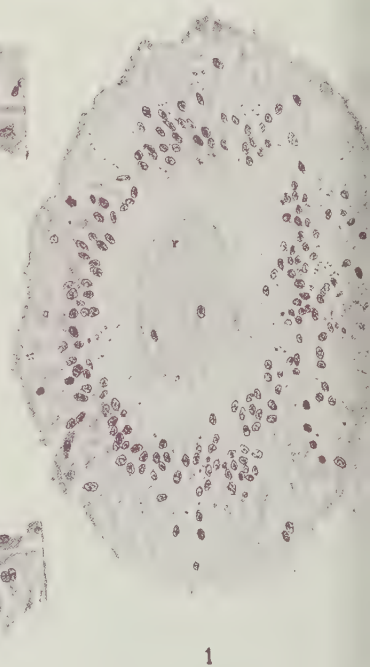
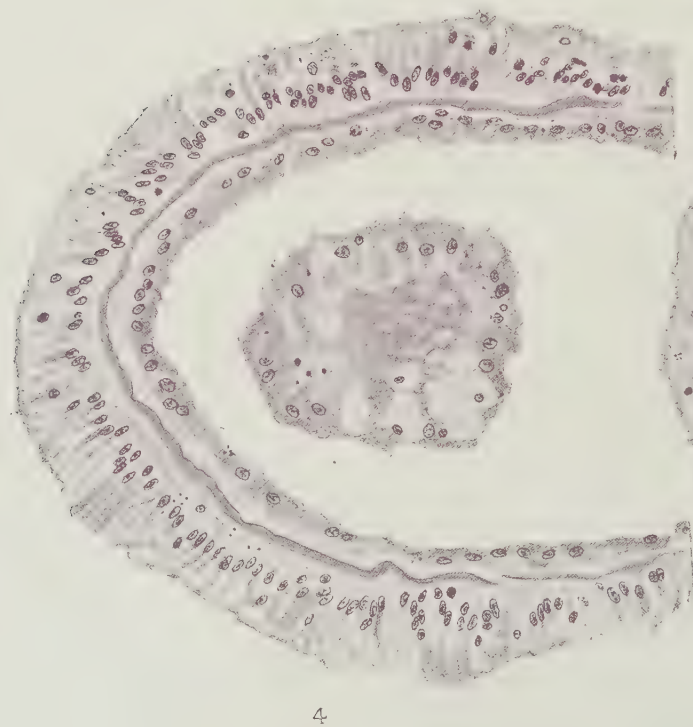
Masson et C^{ie}, éditeurs.

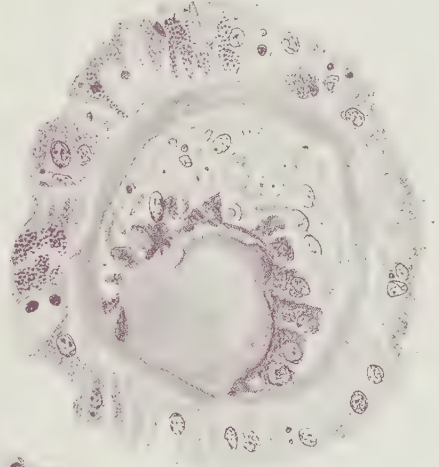
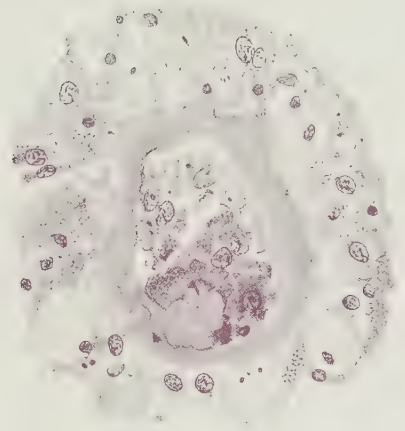




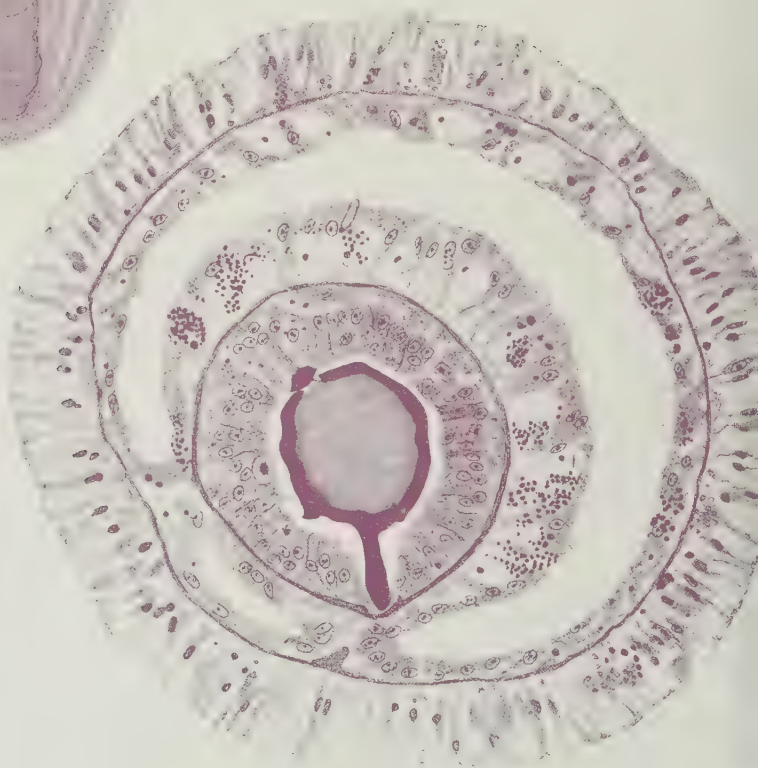
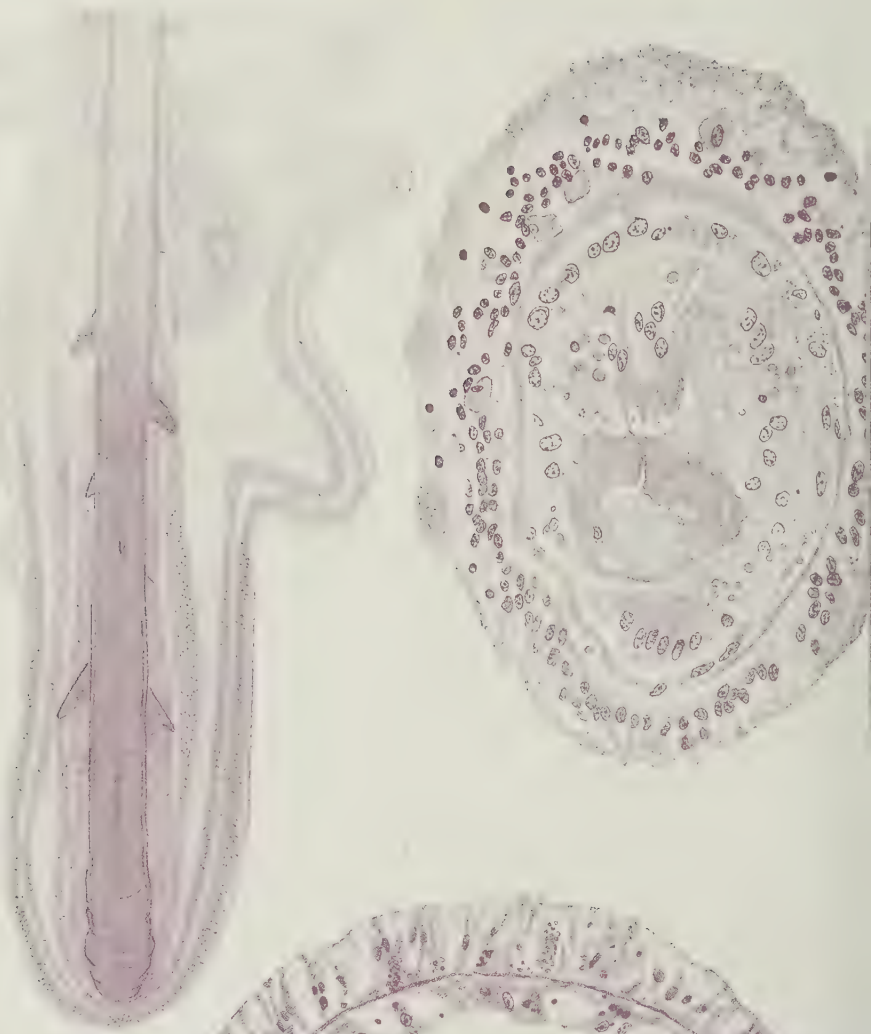




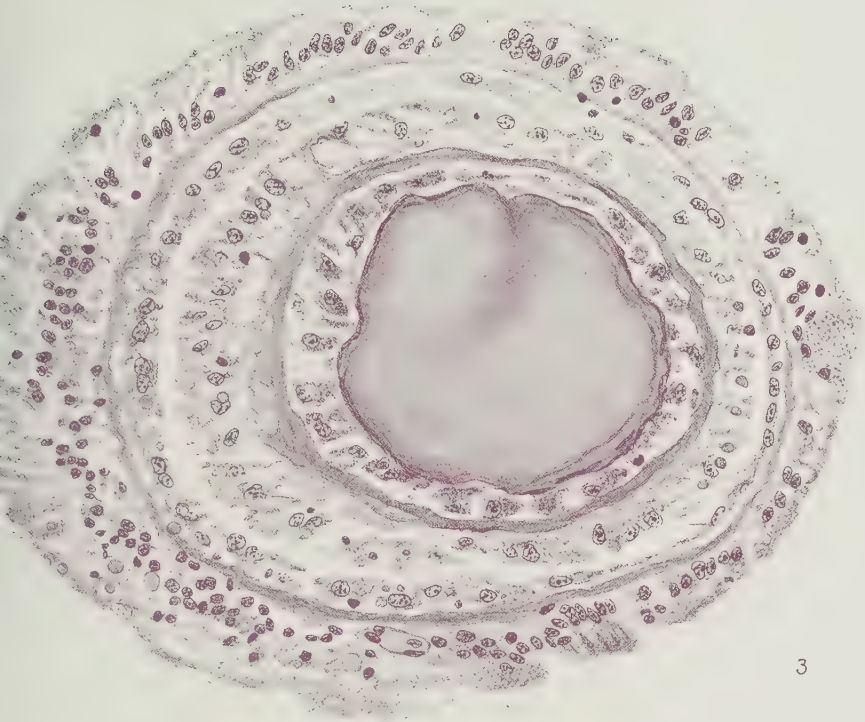




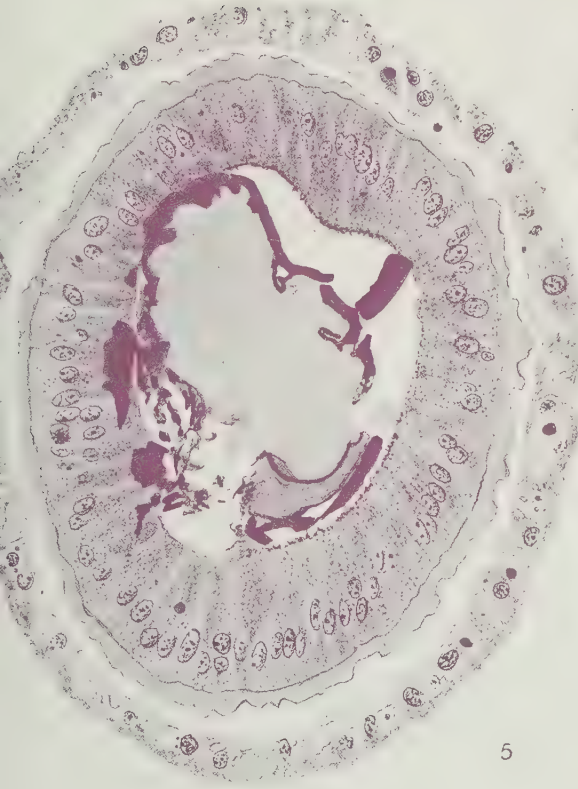
1



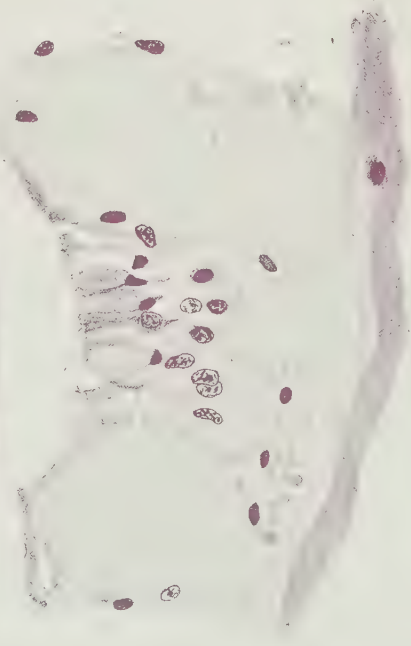
7



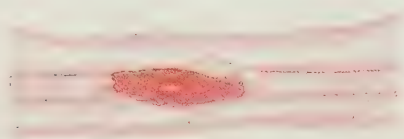
3



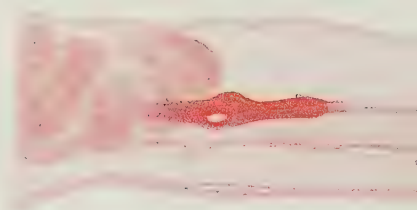
5



6



1



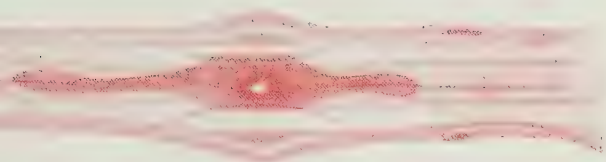
2



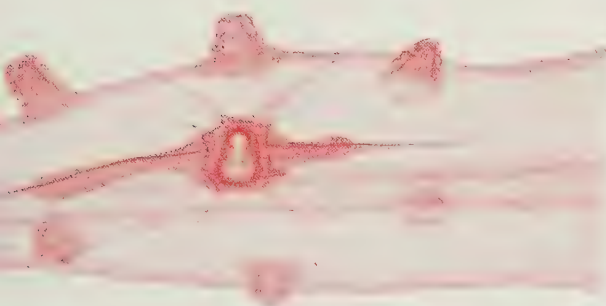
5



7



3



6



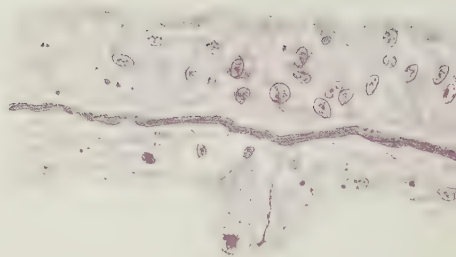
4



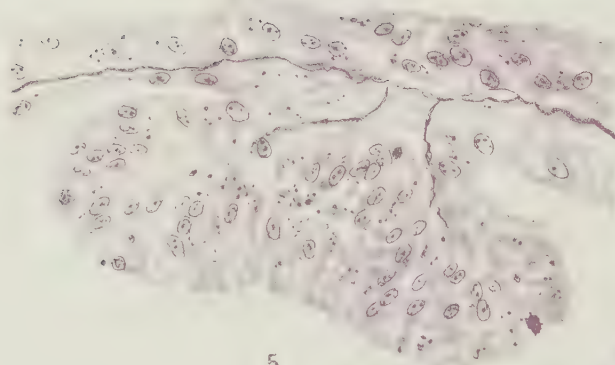
8



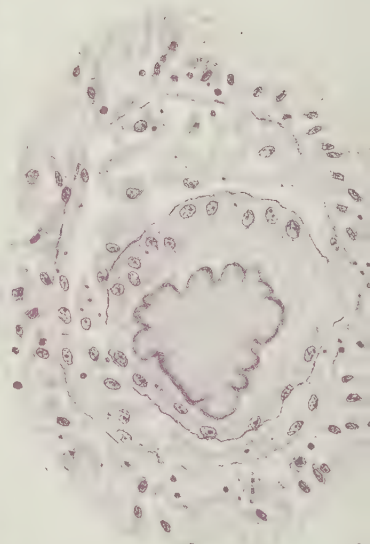
1



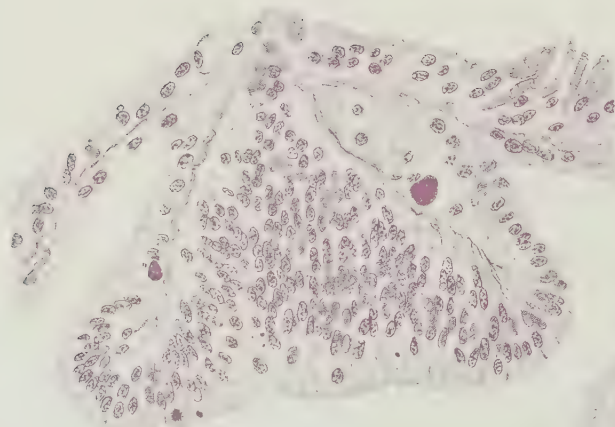
2



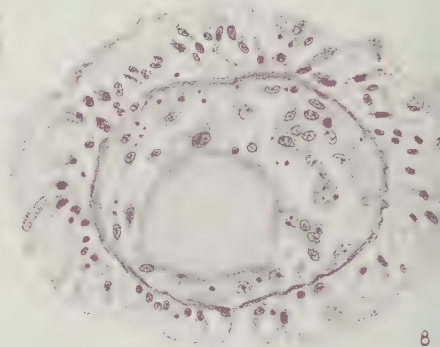
5



9



10



8

